

SÉRIE A N° 1342

N° D'ORDRE 2211

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre HATT

Assistant au Collège de France, Paris.

1^{re} THÈSE. — L'ÉVOLUTION DES POROSPORIDES CHEZ LES
MOLLUSQUES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

21 DEC 1931

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. DUBOSCQ

Président.

GUILLERMOND

DEREIMS

} *Assesseurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1931

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o. — Les Lamellibranches fossiles.

2^o. — Les Saprologéniacées.

Vu et approuvé :

Paris, le 11 Juin 1931

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
C. MAURAIN

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
S. CHARLÉTY.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre HATT

Assistant au Collège de France, Paris.

1^{re} THÈSE. — L'ÉVOLUTION DES POROSPORIDES CHEZ LES MOLLUSQUES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. DUBOSCQ

Président.

GUILLERMOND

DEREIMS

} *Assesseurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1934

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.
ÉMILE PICARD.

E. GOURSAT Analyse supérieure et algèbre supérieure.
N. Mécanique physique et expérimentale.
P. JANET Électrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
Jean PERRIN Chimie physique.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN Chimie générale.
L. MARCHIS Aviation.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
P. PORTIER Physiologie comparée.
Charles PÉREZ Zoologie.
É. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
Remy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
G. JULIA Calcul différentiel et calcul intégral.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
V. AUGER Chimie appliquée.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSQ Biologie maritime.
Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
A. MAILHE Étude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN Théories physiques.
E. ESCLANGON Astronomie.
H. BÉNARD Mécanique expérimentale des fluides.
MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM Botanique.
A. GUILLIERMOND Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY Mathématiques générales.
A. DUFOUR Physique (P. C. N.).

E. PÉCHARD Chimie (Enseign^t P. C. N.).
A. GUILLET Physique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.
A. DEREIMS Géologie.
H. MOUTON Chimie physique.
L. DUNOYER Optique appliquée.
M. JAVILLIER Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY Zoologie.
A. DEBIERNE Radioactivité.
E. DARMOIS Physique.
G. BRUHAT Physique.
F. PICARD Zoologie (Évolution des êtres organisés).
L. JOLEAUD Paléontologie.
M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.

M^{me} RAMART-LUCAS Chimie organique.
BÉGHIN Mécanique théorique des fluides.
FOCH Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER Physique (P. C. N.).
VILLEY Mécanique physique et expérimentale.
De BROGLIE Théories physiques.
LABROUSTE Physique du Globe.
FREUNDLER Chimie (P. C. N.).
PRENANT Zoologie.
P. JOB Chimie générale.
CHRÉTIEN Optique appliquée.

Secrétaire A. PACAUD.



*A mon Maître,
Monsieur le Professeur DUBOSCQ,
en témoignage de ma respectueuse gratitude.*



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552210_0059

PROTISTOLOGICA XXVIII ⁽¹⁾

L'ÉVOLUTION DES POROSPORIDES CHEZ LES MOLLUSQUES

PAR

PIERRE HATT

Assistant au Collège de France

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
HISTORIQUE ET INTRODUCTION.....	342
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	346
CHAPITRE I. LA GYMNOPORE.....	349
L'origine des gymnosporides (p. 349). — La gymnosporide mûre (p. 349). — Les deux formes de gymnosporides (p. 350).	
CHAPITRE II. L'INFESTATION DES MOLLUSQUES PAR LES GYMNOPORES.....	351
1. La structure et le fonctionnement ciliaire de la branchie chez la Moule et chez le Troque : La structure de la branchie chez la Moule (p. 351). — Le fonctionnement de l'appareil ciliaire chez les Lamelli-branches. — Les courants de la cavité palléale et la récolte de la nourriture (p. 353). — Le rôle des palpes (p. 354). — La branchie et son fonctionnement ciliaire chez le Troque (p. 354).	
2. L'absorption directe des gymnosporides et d'autres particules par les branchies : a) La nature directe de la pénétration des gymnosporides (p. 355). — b) Le pouvoir d'absorption et de phagocytose des branchies (p. 357). — Le verdissement des Huitres (p. 357). — L'absorption des gouttelettes d'une émulsion (p. 358). — L'absorption d'encre de Chine (p. 358). — La captation de particules solides de grande taille, autres que les gymnosporides (p. 363). — c) La captation des gymnosporides et son mécanisme (p. 365). — La localisation des points de pénétration à la surface de l'animal (p. 365). — La pénétration dans les épithéliums normalement ciliés et les lésions qu'elle provoque (p. 366). — L'hypothèse du pouvoir macrophage des cellules épithéliales (p. 367). — Étude cytologique détaillée de la pénétration chez le Troque (p. 368). — L'intervention des phagocytes (p. 369). — La captation simultanée de gymnosporides et d'encre de Chine (p. 370). — La traversée de l'épithélium et l'arrivée dans la lacune circulatoire (p. 372). — d) Conclusions (p. 373).	
CHAPITRE III. L'ÉVOLUTION DANS LES BRANCHIES DE MOLLUSQUES DEPUIS LA GYMNOPORE JUSQU'AU STADE MÛR	375

1. Pour PROTISTOLOGICA, voir ces ARCHIVES, tomes 64 et suivants.

1. Les premières transformations menant aux sporozoïtes : Les corpuscules doubles sidérophiles (p. 375). — Les différents aspects des mérozoïtes peu colorables (p. 376). — L'évolution anormale dans un cas d'infection bactérienne (p. 377). — Interprétation des corpuscules doubles. Hypothèse de la copulation (p. 378). — La transformation des corpuscules en jeunes sporozoïtes (p. 380).
 2. La formation de la spore définitive chez *Nematopsis* : Les sporozoïtes de cinq semaines obtenus au laboratoire (p. 382). — La formation de la spore et l'évolution du sporozoïte dans la nature (p. 382). — La spore mûre (p. 383).
 3. L'évolution jusqu'à maturité des sporozoïtes de *Porospora* : L'accroissement et l'évolution des sporozoïtes jusqu'à trois semaines (p. 384). — Les sporozoïtes mûrs (p. 386).
- CHAPITRE IV. LA FERMETURE DU CYCLE PAR LA RÉINFESTATION DU CRUSTACÉ..... 388
1. Les premiers stades de l'évolution de *Nematopsis Legeri* chez l'*Eriphia* (p. 388).
 2. Le début du développement de *Porospora gigantea* chez le Homard (p. 389).
- CHAPITRE V. QUELQUES REMARQUES SUR LE CYCLE PRIS DANS SON ENSEMBLE..... 391
1. La sexualité : L'existence des gamètes dans la gymnospore (p. 391). — Jusqu'où remonte la différenciation sexuelle ? (p. 392). — L'association des adultes et ses rapports avec la sexualité (p. 392).
 2. Les rapports entre le parasite et ses hôtes : a) Les réactions entre hôte et parasite (p. 397). — La phagocytose à la surface de la branchie et les premiers rapports entre l'amibocyte et ses parasites (p. 397). — Les réactions des phagocytes au développement des sporozoïtes de *Nematopsis* (p. 399). — Les rapports des phagocytes avec les *Prosopora* (p. 400). — Les effets d'une infestation massive sur le Troque et sur l'*Eriphia* (p. 401). — b) La spécificité parasitaire (p. 402). — La correspondance entre la spore et l'adulte chez *Nematopsis Legeri*. — Répartition de la spore dans le groupe des Mollusques et sa distribution topographique et géographique (p. 402). — La spécificité de *Nematopsis Legeri* chez les Mollusques (p. 404). — La spécificité de *Porospora gigantea* chez les Mollusques (p. 405). — Infestation de *Mytilus* (p. 405). — Formes analogues dans d'autres embranchements : Les spores monozoïques des Annélides (p. 407).
 3. Vue d'ensemble du cycle..... 408

HISTORIQUE ET INTRODUCTION

La première Grégarine du groupe des *Porosporides* est découverte en 1869 par E. van BENEDEN dans l'intestin du Homard. Sa taille, qui la rend aisément visible à l'œil nu, lui vaut le nom de *Gregarina gigantea*. Dans une série de travaux (1869, 1871, 1872 a, 1872 b), le savant belge décrit la forme végétative de l'instestin moyen ainsi que les kystes fixés auxquels elle aboutit, et qui sont alignés dans les plis chitineux du rectum.

Influencé sans doute par les idées de LIEBERKUHN (1854) sur l'existence, chez ces animaux, d'une première phase amœboïde, Van BENEDEN donne du développement de sa Grégarine une description qui ne peut pas être maintenue par la suite. Il la fait dériver par une sorte de bourgeonnement d'une véritable monère pourvue de pseudopodes et attribue aux kystes rectaux la faculté de se multiplier, d'où résulteraient les chaînes de kystes observées par lui.

Dès 1875, cette origine amœboïde est mise en doute par SCHNEIDER. Cet auteur donne dans sa thèse quelques précisions intéressantes sur la structure de l'adulte et fait connaître les spores, qui se développent dans les kystes. Il attribue aux spores une paroi très épaisse, percée de nombreux pores radiés, d'où le nom de *Porospora*, donné par lui à cette Grégarine. Quelques années plus tard (1887), il reconnaît la vraie nature de

ces spores, qui sont des amas sphériques et denses de très petits mérozoïtes fixés radiairement autour d'une masse centrale. Les lignes de séparation des corpuscules avaient été prises par lui pour des pores radiaires de la prétendue paroi; il est frappé de leur ressemblance avec les kystes bourgeonnants des *Coccidies*.

Léger (1892), après avoir analysé de plus près leur structure, souligne l'importance de ces spores nues, en créant pour la Grégarine du Homard le groupe des *Gymnosporés*, qui se distinguent nettement de toutes les autres Grégarines, dont les spores sont pourvues d'une coque résistante. (*Angiosporés*.) Il découvre dans l'intestin une série de formes végétatives jeunes, dont la nature bien grégarinienne exclut définitivement de cette évolution toute possibilité d'une phase amœboïde. Les plus petites sont des céphalins, piqués sur les cellules épithéliales; les suivantes, sporadins à épimérite caduc, sont de typiques polycystidés d'Arthropodes qui n'ont plus qu'à grandir pour donner l'adulte. À part les formes solitaires déjà connues, LÉGER rencontre dans certains Homards des *Porospora* associées en chaînes de deux et plus rarement de trois individus, auxquelles il attribue la formation des kystes doubles. Mais il fait remarquer que ces couples donnent les mêmes gymnospoires que les individus isolés.

LÉGER et DUBOSCQ (1906), au cours de nombreux examens, se rendent compte que la forme solitaire est la normale. Ils sont frappés par l'analogie que présente l'évolution des kystes solitaires avec celle des *Aggregata* de Crustacés et ne retrouvent plus que très exceptionnellement des Homards contenant des couples. Puis (1909 *a* et 1909 *b*), ils font connaître des stades très jeunes, qui, eux non plus, ne semblent jamais s'accoupler. Les enkystements observés sont toujours solitaires, et l'apparence double de certains kystes provient en réalité d'un enroulement sur elle-même de la Grégarine mûre. En étudiant le développement ultérieur du kyste, ces auteurs voient une multiplication nucléaire intense aboutir à la formation des gymnospoires sans qu'intervienne aucun phénomène sexuel; ils considèrent donc l'évolution de la *Porospora* chez le Homard comme une simple schizogonie et s'attendent à découvrir la sporogonie dans un autre hôte.

L'année suivante est marquée par la découverte par DE BEAUCHAMP (1910) d'une nouvelle *Porospora*, dont l'hôte est, cette fois-ci, un Crabe, l'*Eriphia*. Quoique normalement associée en chaînes, elle ne montre aucun phénomène sexuel, et DE BEAUCHAMP peut strictement comparer la formation de ses gymnospoires à celle des Grégarines solitaires du Homard.

LÉGER et DUBOSCQ (1911 *a* et 1911 *b*) font ensuite connaître les

Porospora des *Carcinus*, *Portunus* et *Pisa*. L'étude plus détaillée qu'ils font de la première ne leur révèle toujours qu'une schizogonie aboutissant à des gymnosporés. En appliquant les méthodes qui leur avaient permis de déceler nettement la différenciation sexuelle chez les Grégarines accouplées de la Scolopendre, ils ne trouvent chez *Carcinus* aucune différence entre les *Porospora* d'une même chaîne.

N'ayant plus l'espoir de trouver la sporogonie chez les Crustacés, LÉGER et DUBOSCQ ont l'idée de s'adresser à un petit Sporozoaire, encore énigmatique, découvert autrefois par SCHNEIDER (1892) dans le manteau de *Solen* : Le *Nematopsis* est une spore ovoïde à coque résistante et contenant un vermicule replié sur lui-même. LÉGER (1903, 1905, 1911) en avait caractérisé différentes espèces dans les branchies d'une série de Lamellibranches, où ils sont réunis en amas souvent importants.

Ceci amène la découverte la plus marquante dans l'histoire des Porosporides. LÉGER et DUBOSCQ (1913 a) démontrent par des infestations expérimentales que les spores nématopsidiennes des Lamellibranches s'ouvrent dans l'intestin des Crabes et que leur sporozoïte y évolue en jeune *Porospora*; « il n'y avait plus de Gymnosporées ».

Les Porosporides sont donc des parasites hétéroïques, achevant leur cycle évolutif chez les Lamellibranches. C'est dans ce second hôte que LÉGER et DUBOSCQ admettent l'existence des phénomènes sexuels. Les mêmes auteurs (1913 b) décrivent en détail le début de l'évolution des jeunes sporozoïtes, qui se fixent sur l'épithélium intestinal du Crabe, deviennent ainsi céphalins, puis sporadins, avant de s'associer en chaînes. Un peu plus tard (1915), ils signalent une nouvelle espèce : *Porospora nephropis*, dans la Langoustine. Elle est particulièrement intéressante par la coexistence de deux formes adultes, l'une solitaire et l'autre accouplée, ayant une morphologie différente et aboutissant néanmoins aux mêmes gymnosporés.

Enfin, un dernier travail des mêmes auteurs (1925) fait connaître l'infestation expérimentale des Lamellibranches avec des gymnosporés provenant du Homard. Il décrit le curieux mode de pénétration de ces germes qui, amenés par le courant respiratoire au contact du Mollusque, sont directement absorbés par les épithéliums de la cavité palléale, en particulier des branchies. LÉGER et DUBOSCQ expliquent ce phénomène par une propriété phagocytaire des vieilles cellules épithéliales qui seraient devenues capables de capter les gymnosporés. Ils observent l'enfoncement progressif de ces dernières et leur désagrégation. Pour eux, les corpus-

cules de la Gymnospore sont probablement des gamètes, mais ils ne peuvent pas constater leur copulation. D'ailleurs l'évolution ne se poursuivant pas dans les Lamellibranches utilisés, ils admettent que ces derniers ne sont pas les hôtes normaux de la *Porospora* du Homard. Le même travail signale dans des *Cardium* quelques stades provenant d'infestation naturelle, et qui semblent jalonner une évolution directe vers la spore nématopsidienne de ce Lamellibranche. En même temps, les auteurs passent en revue les différentes espèces de *Porospora* connues ainsi que celles des spores définitives, dont une seule peut être rapportée à l'adulte correspondant (*Porosporaportunidarum*).

L'infestation de Lamellibranches avec des gymnospores provenant du Homard et d'autre part, le développement dans le Crabe (*Carcinus*) des spores monozoïques des Lamellibranches, indiquent clairement que la seconde partie du cycle évolutif des Porosporides doit s'effectuer chez ces Mollusques, ou chez des formes voisines. Mais au point où nous en sommes arrivés, ce tronçon de cycle, à part quelques rares formes signalées dans la nature et appartenant sans doute à la Grégarine du Crabe commun, est encore inconnu. Il l'est totalement en ce qui concerne la Grégarine du Homard et les autres représentants du groupe.

En particulier, les phénomènes sexuels restent à découvrir; à part le cas déjà cité, la correspondance entre les spores des Lamellibranches et les adultes des Crustacés n'est pas déterminée. La systématique du groupe, la répartition naturelle des espèces dans leurs hôtes restent à établir. Il s'agit donc avant tout de trouver parmi les Mollusques les seconds hôtes favorables et de faire sur eux l'étude expérimentale de cette évolution, à partir de l'infestation par la gymnospore mûre.

Ce travail a été entrepris sur la proposition de mon Maître, M. le Pr. DUBOSCQ. Je ressens tout l'honneur qu'il m'a fait, en me confiant l'étude de l'évolution des Porosporides, dont la première partie fait l'objet d'importants travaux de LÉGER et DUBOSCQ. Le bienveillant accueil, dont j'ai été l'objet de sa part, me laisse un souvenir que je n'oublierai pas, et la large hospitalité qu'il m'a offerte dans son laboratoire de Banyuls-sur-Mer m'a permis de profiter, pendant une longue période, d'excellentes conditions de recherche. Mon Maître n'a jamais cessé de m'accorder son aide en me permettant de profiter de sa riche expérience et en me donnant ses conseils et son encouragement. Je suis heureux de pouvoir lui exprimer ici ma vive et respectueuse gratitude.

Tous ceux que j'ai eus pour compagnons de travail m'ont facilité

ma tâche par leur esprit d'amicale collaboration, dont je leur suis bien reconnaissant.

Je tiens également à dire ma gratitude à mon Maître actuel, M. le Pr FAURÉ-FREMIET, du bienveillant intérêt qu'il a témoigné pour mon travail en voie de réalisation et de toutes les facilités qu'il m'a données pour le mener à bonne fin. Je remercie M. LEGENDRE, pour son appui si efficace, au laboratoire de Concarneau; M. le Pr CAULLERY qui a bien voulu s'intéresser à mes résultats et examiner nombre de mes coupes; M. le Pr CHATTON et M. LWOFF, qui ont mis à ma disposition d'intéressantes préparations; et tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, m'ont prêté leur concours.

L'étude du tronçon de cycle accompli par les Porosporides chez les Mollusques fait l'objet principal du présent travail. Elle est faite sur une *Porospora* et sur un *Nematopsis*, représentant les deux types qu'on distingue actuellement dans ce groupe. Le chapitre I fait connaître la gymnospore, point de départ de cette évolution. Le chapitre II est consacré à l'infestation des Mollusques. Le curieux mode de pénétration du parasite y est suivi en détail et rattaché, par une étude plus générale, à d'autres phénomènes d'absorption et de phagocytose dans la branchie. L'évolution proprement dite depuis la gymnospore jusqu'au stade mûr, est décrite dans le chapitre III. Le chapitre IV relate la réinfestation du Crustacé et referme ainsi le cycle à l'extrémité opposée, en rattachant l'adulte connu dans cet hôte à la forme de maturité chez le Mollusque.

Le dernier chapitre examine l'évolution dans son ensemble, en tant que cycle de Protozoaire parasite et groupe quelques observations sur des questions d'ordre général, telles que la sexualité et les rapports entre hôtes et parasites.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La nomenclature adoptée ici est celle proposée dans une note préliminaire (HATT, 1928) : la Porosporide du Homard et, sous réserve, celle du *Nephrops*, forment le genre *Porospora*. Celles des Crabes, le genre *Nematopsis*. Comme on le verra par la suite, la distinction de ces deux genres se justifie par la différence importante entre leurs formes de maturité chez les Mollusques.

Les espèces dont l'évolution fait l'objet de ce travail sont *Porospora gigantea* V. BENEN, du Homard et *Nematopsis Legeri* DE BEAUCH. parasite du Crabe *Eriphia spinifrons* HERBST. Ce sont donc ces deux Crus-

tacés qui fournissent les gymnospires servant de point de départ aux cycles étudiés. Les Homards utilisés proviennent en partie de Banyuls, mais en majorité de Bretagne. Grâce à l'aide d'un pêcheur très habile du Laboratoire de Banyuls, il a été possible de récolter quelques *Eriphia* méditerranéens. Malgré l'abondance de ces crabes, leur agilité et l'absence de marée rendent leur pêche difficile dans cette région. Aussi la plupart des *Eriphia* proviennent-ils également de l'Océan; les *Carcinus*, employés plus accessoirement, résultent de la pêche dans l'étang de Salses.

Il est bon de récolter autant que possible soi-même les Mollusques destinés à l'observation ou l'expérience; tous ceux utilisés pour ce travail étaient de pêche récente : Moules et différents Lamellibranches, Troques, Prosobranches variés et Chitons des falaises de Banyuls et des rochers de Carthage; Cardiums des étangs de Thau, de Salses et de Tunis, et les formes correspondantes de Bretagne.

L'observation de ces animaux dans leur environnement naturel est de la plus grande utilité. En montrant la coexistence dans la même zone de certains Mollusques et Crustacés, elle suggère des hypothèses de travail que l'expérience confirme souvent. L'observation sur le vivant, tant à la loupe qu'au microscope, est largement appliquée. Elle révèle bien, grâce à leur réfringence, la présence de spores nématopsidiennes dans les branchies de Mollusques étalées ou dilacérées entre lame et lamelle, ainsi que les Grégarines adultes intestinales. Ces dernières sont, à l'occasion, soumises à des colorations vitales au bleu de méthylène ou au bleu de crésyl très dilués, selon la méthode de JOYET-LAVERGNE.

Enfin, dans de telles recherches parasitologiques, l'infestation expérimentale tient une place prépondérante. Pour des raisons techniques, le matériel de ces expériences est surtout formé de Moules et de Troques de petites dimensions (*Mytilus minimus* POLI et *Trochocochlea mutabilis* PHILIPPI). La transmission expérimentale de la Porospora d'un Crustacé à des Mollusques se fait par un procédé fort simple. Les kystes mûrs sont recueillis dans le rectum disséqué du Crustacé et déposés dans quelques gouttes d'eau de mer au fond d'un verre de montre. On les crève sous la loupe avec deux aiguilles, ou encore on les écrase avec un instrument plus obtus. Il est également possible de les faire éclater entre lame et lamelle, par une pression exercée sur cette dernière.

En diluant à l'eau de mer, on règle à volonté la concentration de ce milieu en gymnospires. Il est toujours bon de constater au microscope la présence dans cette suspension de nombreuses spores radiées mûres,

car, avant d'être à maturité complète, les kystes ne fournissent aucun matériel utilisable. LÉGER et DUBOSCQ, qui infestent des Lamellibranches pourvus de siphons bien individualisés (Tellines), laissent tomber les spores au moyen d'une pipette dans le voisinage du siphon afférent, lorsque le courant d'eau est bien établi.

Les animaux utilisés dans les expériences décrites ici sont des Mollusques très petits ne dépassant guère 5 mm. Ils offrent l'avantage de pouvoir s'immerger en entier et à plusieurs dans les verres de montre contenant la suspension de gymnospires. Les animaux établissent ainsi leur circulation d'eau dans un milieu riche en gymnospires et ces dernières, grâce à la filtration de l'eau par les Mollusques, sont utilisées sans perte. En outre, on peut infester des espèces sans siphon net, telles que des Moules et surtout des Gastéropodes, et, plus tard, grâce à leur petitesse, les couper en entier, lorsque c'est nécessaire. Un petit couvercle de verre empêche l'évasion des Mollusques. Il doit emprisonner une quantité d'air suffisante sans toutefois permettre aux animaux de quitter l'eau. Ces derniers séjournent pendant quelques heures (10 à 15 heures) dans ce milieu qu'ils filtrent grâce à leur courant ciliaire, en s'attirant ainsi une infection souvent massive. Puis on les met en aquarium pour les fixer à intervalles réguliers. Cette méthode a permis d'infester avec succès de nombreux Mollusques.

L'infestation inverse de Crustacés par des spores nématopsidiennes n'offre guère de difficultés, Crabes et Homards mangeant en général volontiers les Mollusques qu'on leur présente.

Certains stades avancés de la *Porospora* chez les Mollusques sont examinés en frottis, mais l'étude détaillée de toutes ces formes nécessite la méthode des coupes à la paraffine. Les meilleurs résultats sont dus au fixateur de FLEMMING, employé presque exclusivement. Le Zenker et le Zenker au Formol rendent également de bons services. La plupart des préparations sont colorées à l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN, seule, ou sous forme de triple coloration de PRENANT. Cette dernière, sur les Mollusques étudiés, donne de jolis résultats, même après le Flemming, lorsque la fixation n'est pas trop longue. Enfin des *Porospora* adultes sont, à l'occasion, imprégnées par l'acide osmique selon KORSCH. Pour les objets très petits et en petit nombre, l'inclusion à la gélose et à la paraffine de CHATTON (1923) rend de grands services.

Certains détails plus spéciaux de technique seront donnés dans les différents chapitres auxquels ils se rattachent.

CHAPITRE PREMIER

LA GYMNOspore

L'ORIGINE DES GYMNOspORES

Le point de départ de l'évolution des Porosporides chez les Mollusques est la gymnosporé, provenant du Crustacé, hôte de la Grégarine adulte; les deux espèces étudiées ici, *Porospora gigantea* et *Nematopsis legeri*, fournissent des gymnosporés très semblables.

Pour bien comprendre leur constitution, il faut brièvement remonter à leur origine. La Grégarine adulte, arrivée dans l'intestin de son hôte au terme de sa vie végétative, se fixe contre la cuticule du rectum, s'arrondit et se transforme ainsi en un kyste. A l'intérieur de ce dernier, le noyau se divise activement. Les très petits noyaux filles des dernières générations se disposent en un réseau qui se décompose en îlots sphériques, évoluant en autant de gymnosporés (fig. 4, pl. III et fig 19, pl. IV). La rupture du kyste mûr met ces dernières en liberté dans l'eau de mer.

Cette description compte aussi bien pour la *Porospora* solitaire que pour chaque individu d'une chaîne de *Nematopsis*, même lorsqu'ils s'enkystent l'un contre l'autre (LÉGER et DUBOSCQ 1909, DE BEAUCHAMP 1910). De l'avis concordant de ces auteurs, aucun phénomène sexuel n'intervient dans leur évolution qui ressemble à une simple schizogonie.

LA GYMNOspore MûRE

La gymnosporé mûre de *Porospora gigantea* (fig. 4, pl. III) est en général assez régulièrement sphérique et mesure 8 μ de diamètre. Elle est formée d'un grand nombre de mérozoïtes (jusqu'à 1500 d'après LÉGER et DUBOSCQ) tassés en disposition radiée, autour d'un reliquat central de cytoplasme inutilisé du kyste. Les mérozoïtes, presque en forme de bâtonnets, contiennent un petit noyau dense à leur extrémité proximale, un peu plus étroite. L'autre bout, plus arrondi, se termine librement à la surface de la sphère, d'où l'aspect légèrement échinulé de certaines gymnosporés. L'ensemble des corpuscules n'est protégé par aucune membrane, ce qui permet de décomposer les gymnosporés en les comprimant, ainsi que SCHNEIDER (1875 et 1887) l'avait déjà reconnu. Les mérozoïtes mesurant à peine la moitié du rayon de la spore, on peut juger de leur petitesse (2 μ environ).

LES DEUX FORMES DE GYMNOSPORES

En ouvrant au hasard une série de kystes rectaux de Homard, on trouve deux formes de gymnospires. L'une est la forme échinulée déjà décrite (fig. 1 a); l'autre, d'un diamètre légèrement inférieur, est parfaitement ronde et à surface lisse (fig. 1 b). Dans cette dernière, la zone des noyaux se reconnaît bien par transparence sur le vivant et les mérozoïtes sont même indiqués. Mais ils forment ici un tout plus homogène, plus tassé, et comme fondu en une masse unique. Dans l'autre type, ils sont bien mieux individualisés.

L'examen à fort diaphragme et surtout sur fond noir, montre, chez les spores lisses, l'existence d'une fine membrane formant autour d'elle



FIG. 1. Gymnospires de *Porospora gigantea*, sur le vivant ($\times 2700$); a, forme échinulée; b, forme lisse.

un trait net, scintillant à la lumière, et dont les reflets suivent tout le contour quand on déplace l'éclairage. Les spores échinulées au contraire, sont nues. Leurs mérozoïtes, à disposition plus lâche, font à la surface autant de petites éminences distinctes.

Quand on les décompose par compression, on n'aperçoit dans les crans ou créneaux radiaires ainsi formés aucune membrane. Les petits mérozoïtes s'en détachent librement et sont aussitôt agités de mouvements browniens.

L'écrasement des spores lisses produit également dans la masse compacte des mérozoïtes, des cassures radiaires, allant jusqu'à la surface. Mais elles ne se décomposent pas et restent cohérentes, apparemment, maintenues par leur membrane.

LÉGER et DUBOSCQ décrivent ces deux formes (1911) provenant du Homard et surtout de *Carcinus*. Ils reconnaissent que la spore échinée est nue, mais ne sont pas entièrement affirmatifs sur l'existence de la membrane dans l'autre cas. Pour eux, la forme lisse résulterait de la condensation de la précédente et serait la vraie gymnospire mûre, l'autre n'étant que le dernier stade évolutif qui la précède dans le kyste.

Les observations faites au cours de mes expériences d'infestation ne sont pas en faveur de cette interprétation. Les nombreuses gymnospires trouvées en train de pénétrer dans les branchies de Mollusques appartiennent toutes au type nu à mérozoïtes bien individualisés, tel qu'il a

été décrit plus haut. Des deux stades fournis aux Mollusques en abondance, il semble que la forme nue soit la seule capable de pénétrer dans les branchies et d'y évoluer. C'est donc elle qui doit être considérée comme le stade mûr.

La gymnospore du *Nematopsis Legeri* (fig. 19, pl. IV), un peu moins grande que celle de *Porospora* (7 μ de diamètre), est formée de mérozoïtes moins nombreux, mais plus gros. A part cela, sa structure correspond bien à celle de la précédente.

Ces formes de propagation ont une analogie évidente avec les groupes de mérozoïtes d'*Aggregata*. Elles ressemblent également aux stades radiés décrits par CHATTON (1910) dans *Gastrocystis Gilruthi*.

CHAPITRE II

L'INFESTATION DES MOLLUSQUES PAR LES GYMNOPORES

I. — La structure et le fonctionnement ciliaire de la branchie chez la Moule et chez le Troque.

La curieuse pénétration directe des Porosporides dans les Mollusques se fait au niveau des branchies; c'est également à l'intérieur de ces dernières qu'a lieu, par la suite, toute l'évolution du parasite. Pour mieux comprendre le mécanisme de l'infestation, il est nécessaire d'examiner brièvement la structure de ces organes, puis leur rôle dans la récolte de la nourriture et dans l'absorption directe des particules en suspension dans l'eau ambiante.

LA STRUCTURE DE LA BRANCHIE CHEZ LA MOULE

La description détaillée de la branchie chez les Lamellibranches, qui sortirait du cadre de cette étude, est donnée dans les travaux classiques de POSNER (1875, 1877), PECK (1877), BONNET (1877), SABATIER (1877), JANSSENS (1891), PELSENEER (1891).

On se souvient que les formes communes portent, fixées au fond du sillon palléo-pédieux, de chaque côté deux branchies sous forme de lames plus ou moins charnues. Chaque branchie est en réalité composée de deux lamelles, en continuité l'une avec l'autre, au bord libre de l'organe, mais écartées au bord opposé, de manière à délimiter entre elles la cavité branchiale. Celle-ci communique librement avec le reste de la cavité

palléale par de nombreuses fentes perçant l'épaisseur des lamelles. La surface de ces dernières est cannelée, grâce à l'existence de fines crêtes parallèles qui la parcourent du bord proximal jusqu'au bord libre, et dans l'intervalle desquelles s'ouvrent les fentes aquifères.

Chaque crête représente le côté extérieurement visible d'un filament branchial. Alors que chez la plupart des Lamellibranches les filaments successifs d'une lamelle sont soudés entre eux, chez la Moule, qui nous

intéresse plus particulièrement, ils sont entièrement libres, et simplement maintenus en contact réciproque par des disques ciliés. Chez les individus très jeunes, ils jouissent même d'une indépendance complète.

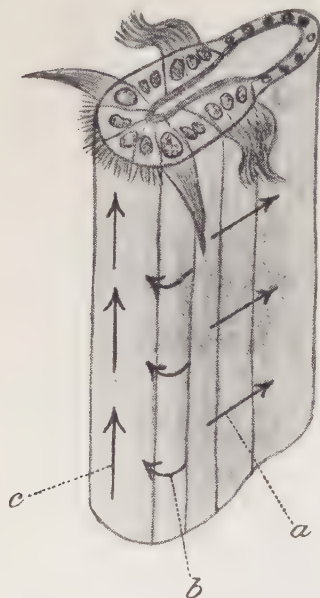


FIG. 11. Fragment d'un filament branchial de Moule, vu de la cavité palléale. Les flèches indiquent le sens du battement des cils vibratiles; *a*, cils latéraux; *b*, membranelles des cellules d'angle; *c*, cils apicaux. Schéma.

peu ciliées. L'ensemble de cet épithélium est doublé d'une basale épaissie latéralement en organe de soutien et limitant la lacune circulatoire, où l'on distingue les différentes catégories de cellules sanguines.

La crête du filament tournée vers la cavité palléale est donc revêtue d'une bande ciliée apicale, bordée de chaque côté par une file de membranelles d'aspect rigide et son flanc porte une bande ciliaire latérale (fig. 11).

Le filament branchial de la Moule est un simple tube épithélial aplati dont la lumière représente une lacune circulatoire. La coupe transversale y met en évidence un épithélium hétérogène dont les éléments typiques se retrouvent dans tout le groupe (fig. 11 et 12). On y voit d'abord les cellules apicales ciliées occupant le sommet de la crête, vers la cavité palléale. Puis vient de chaque côté de ces dernières, une cellule d'angle aplatie dans le plan de la coupe. Les cils de cet élément sont soudés en une membranelle triangulaire (A. PRENANT 1915). Sur le flanc du filament, on distingue un groupe d'éléments puissamment ciliés : les cellules latérales. Elles sont séparées des précédentes par les cellules intercalaires, non vibratiles. Dans la moitié du filament tournée vers la cavité branchiale, font suite des cellules moins hautes et en général

LE FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL CILIAIRE CHEZ LES LAMELLIBRANCHES.
LES COURANTS DE LA CAVITÉ PALLÉALE ET LA RÉCOLTE DE LA NOURRITURE.

Le fonctionnement de tout cet appareil détermine dans la cavité palléale un courant d'eau si évident, que c'est sur des Lamellibranches qu'en 1683 ANTONIUS DE HEIDER observe pour la première fois un mouvement vibratile, sans toutefois en saisir la vraie cause.

Ces mouvements ciliaires, qui forment des systèmes rigoureusement orientés et coordonnés, sont décrits notamment par STENTA (1901 *a* et *b*), KELLOG (1900 et 1915), ORTON (1912-1914), YONGE (1926 *a*), lequel donne des schémas très complets de tous les mouvements ciliaires chez l'Huître. On peut en suivre les moindres détails en parsemant les surfaces étudiées de carmin finement pulvérisé.

Les courants ainsi produits satisfont à la fois aux besoins respiratoires et alimentaires du Mollusque. Selon l'expression d'ORTON (1914), la branchie sert à la fois de pompe à eau et de collecteur de nourriture. Pour lui, le rôle alimentaire de la branchie est même la fonction principale de cet organe. C'est la seule qui nous occupera ici.

Les cils latéraux, en battant énergiquement de la cavité palléale vers la cavité branchiale (fig. II, flèche *a*) assurent à eux seuls la première de ces fonctions. Ce sont eux qui établissent le courant d'eau qui traverse la cavité palléale, puis la cavité branchiale, pour sortir par l'orifice efférent du manteau. Les fentes branchiales, tapissées de leurs bandes ciliaires latérales agissent donc comme autant de turbines qui aspirent l'eau d'un côté et la refoulent de l'autre.

En plus de ce courant d'eau proprement dit, il faut distinguer avec STENTA (1901) les courants « pariétaux » produits par le reste du revêtement ciliaire externe du Lamellibranche. Les battements de ces autres cils moins forts n'agissent pas à distance dans la masse d'eau, mais font simplement, par leurs mouvements coordonnés, progresser dans une direction déterminée, le mucus et les particules solides qui se trouvent à leur contact immédiat.

Ce sont les courants pariétaux de la face externe de la branchie qui collectent les particules alimentaires et forment ainsi l'origine d'un système afférent, menant la nourriture à la bouche. Les membranelles raides des cellules d'angle se mouvant dans le même plan que les cils latéraux, mais en sens opposé (fig. II, flèche *b*) empêchent comme des rateaux mobiles les particules en suspension dans l'eau d'entrer dans les fentes bran-

chiales et les rabattent vers les cils apicaux. Ceux-ci (fig. II, flèche *c*) battent dans le sens de la longueur du filament, vers le bord libre de la branchie et poussent ainsi de proche en proche les particules, qui, chemin faisant, sont enrobées de mucus sécrété par les cellules glandulaires de l'épithélium. Venant des deux faces de l'organe, elles parviennent jusqu'à son bord libre, et y tombent dans la gouttière marginale, où elles sont réunies en un cordon muqueux que les cils transportent jusqu'à l'orifice buccal, vers lequel convergent les quatre branchies.

LE RÔLE DES PALPES

Avant de pénétrer dans la bouche, les cordons muqueux passent entre les palpes labiaux, dont les mouvements ciliaires sont particulièrement compliqués. Des travaux en général concordants des auteurs cités plus haut et dont on peut vérifier les résultats au moyen de poudre de carmin, il résulte que la face interne, cannelée des palpes aide, par le battement de ses cils, le travail de la gouttière marginale et guide le cordon muqueux vers la bouche.

Mais en changeant de position, les palpes peuvent mettre en contact avec la gouttière leur bord ventral, qui, lui, bat en sens opposé, c'est-à-dire de la base vers la pointe. Les particules et le mucus sont alors aiguillés dans une autre direction; ils s'engagent ainsi dans une voie efférente qui les éloigne de la bouche et les mène en arrière, le long du bord palléal, vers l'orifice du manteau où ils sont rejetés au dehors. La prise de nourriture par la bouche est intermittente. L'animal peut donc se servir de ses palpes pour dériver vers le dehors le courant alimentaire, mais, selon la plupart des auteurs, il ne pourrait exercer sur les particules qu'un triage purement mécanique ou quantitatif, mais non qualitatif.

Chez les Lamellibranches, la branchie avec le concours des autres surfaces ciliées de la cavité palléale, a donc pour fonction de filtrer l'eau. On sait d'ailleurs que le rejet des particules non retenues pour l'alimentation joue un rôle non négligeable dans certains phénomènes de sédimentation marine (VIALLANES 1892, RANSON 1926).

LA BRANCHIE ET SON FONCTIONNEMENT CILIAIRE CHEZ LE TROQUE

Chez le deuxième type qui nous intéresse, le Troque, malgré de grandes différences apparentes les détails sont, en réalité très semblables. On se souvient d'ailleurs qu'il existe, entre les deux formes étudiées, d'excellents termes de passage, tels que la Nucule (ORTON 1912).

Chez le Troque, ce sont des lamelles branchiales aplaties qui correspondent aux filaments des Lamellibranches; elles sont fixées parallèlement sur un rachis commun, par un de leurs côtés, mais libres les unes par rapport aux autres (fig. v). On y retrouve de nouveau, outre la lacune sanguine avec ses amibocytes, les cellules apicales et les latérales bien caractéristiques (fig. vii). Les cellules d'angle à membranelles, par contre, font défaut. Les mouvements ciliaires sont les mêmes que tout à l'heure : La zone apicale bat dans le sens de la crête, et la bande latérale, ici particulièrement large et énergique, fonctionne exactement comme chez les Lamellibranches (fig. vii). Mais ici, l'absence de membranelles et l'indépendance réciproque complète entre les lamelles permettent plus facilement aux particules de l'eau de mer de suivre le courant produit par la bande latérale qui les projette jusqu'à son bord interne, où l'on peut voir s'accumuler un voile de mucus, contenant des impuretés. C'est là que s'arrêtent les gymnosporos de *Porospora*. C'est là également qu'on peut observer des Infusoires commensaux (*Ancistrum*) alignés en file unique et serrée, à la limite de la bande ciliée, dont le fonctionnement leur assure, sans doute, d'excellentes conditions de nutrition.

Chez *Crepidula*, *Calyptrea*, et peut-être *Capulus*, la branchie collecte la nourriture planktonique comme chez les Lamellibranches (ORTON 1912). Cette fonction n'a pas été mise en évidence chez d'autres Gastéropodes, et si elle y existe, ce n'est qu'à un très faible degré. Elle est particulièrement peu probable chez les Aspidobranches, dont font partie nos animaux d'expérience.

2. — L'absorption directe des gymnosporos et d'autres particules par les branchies.

a) LA NATURE DIRECTE DE LA PÉNÉTRATION DES GYMNOSPORES.

Dans les groupes de Mollusques qui nous intéressent, la branchie, par son fonctionnement ciliaire, aspire donc continuellement de l'eau et les particules solides sont précipitées sur elle et cheminent longuement à sa surface, en contact direct avec l'épithélium. Ce processus joue un rôle de première importance dans l'infestation des Mollusques par les Porosporides.

Les gymnosporos de ces dernières flottent dans l'eau de mer et, dans la nature comme dans l'expérience, elles sont aspirées dans la cavité

palléale avec le courant d'eau. Ce sont LÉGER et DUBOSCQ (1925) qui mettent en évidence la pénétration directe des gymnospires du Homard dans les Lamellibranches; certaines de leurs coupes d'animaux infestés expérimentalement montrent bien quelques-uns de ces germes, pénétrés avec les aliments jusque dans le tube digestif, notamment chez *Pecten*, après avoir suivi jusqu'à la bouche le trajet du courant respiratoire et alimentaire dont le mécanisme est décrit dans le chapitre précédent. Mais ils ont la surprise de constater que les différents épithéliums frôlés par ce courant « captent » les gymnospires et « qu'en particulier les branchies en absorbent directement le plus grand nombre ».

Mes expériences sur de nombreux Mollusques examinés immédiatement après l'infestation confirment toujours la pénétration directe des gymnospires dans les branchies et permettent d'affirmer qu'elle est un fait bien établi.

Sur les coupes de petites Moules fixées en entier dix heures après le début de l'infestation expérimentale, on observe de nombreuses gymnospires encore libres et simplement arrêtées dans les replis de la branchie, contre les filaments, ou prises dans les cils. D'autres sont plus étroitement accolées à la surface libre des cellules, mais il n'y en a pas à l'intérieur de l'organe.

Par contre, au bout de quinze à vingt heures, un grand nombre de gymnospires sont partiellement engagées dans les épithéliums. Mais aucune d'entre elles n'a franchi la basale. Ce n'est qu'au cours des jours suivants qu'on assiste à leur enfoncement progressif. Cette série de stades successifs, toujours la même dans de nombreuses expériences, suffit à elle seule à entraîner la conviction.

La pénétration directe est non seulement un fait certain; dans les expériences décrites ici, elle a été la seule voie d'infestation des Mollusques. Jamais une gymnospire n'a été trouvée dans le tube digestif des Moules examinées, alors que les branchies en sont criblées, et qu'elles ne sont pas rares dans le pied, le manteau et les palpes. Les animaux paraissent, pendant toute la durée de l'expérience, n'avoir pris aucune nourriture. On se souvient qu'ils peuvent, dans ce cas, faire dévier vers le dehors le cordon alimentaire arrivant à la bouche. Les nombreuses gymnospires accumulées sur les préparations près des coins de cet orifice et pénétrées dans les épithéliums voisins semblent témoigner d'une certaine stagnation dans cette région de la masse alimentaire apportée par les branchies.

Les germes de Porosporides pénètrent avec la même facilité dans les

branchies de jeunes Gastéropodes (Troque). Là aussi, on retrouve dans les coupes toutes les phases de leur englobement progressif. Ceci apporte une preuve supplémentaire à la pénétration directe puisque chez ces Mollusques il n'y a pas de cordons muqueux amenant à la bouche les particules en suspension dans l'eau.

b) LE POUVOIR D'ABSORPTION ET DE PHAGOCYTOSE DES BRANCHIES.

Les gymnospires étant un stade inerte et passif, LÉGER et DUBOSCQ interprètent leur absorption par les branchies et plus accessoirement par les autres organes palléaux comme une véritable phagocytose exercée par l'épithélium. Pour eux, certaines cellules des filaments branchiaux, en particulier, les cellules apicales, subiraient en vieillissant une dégénérescence lente, au cours de laquelle elles perdraient leurs cils, deviendraient phagocytaires et pourraient ainsi capter les gymnospires amenées à leur contact. Les amibocytes n'interviendraient que secondairement, pour transporter les gymnospires plus en profondeur.

En présence d'un mécanisme d'infestation si particulier, il devient nécessaire d'étudier le processus de plus près, et tant en le confrontant avec d'autres observations que par l'expérience et l'étude directe, de le rattacher à un phénomène d'ordre plus général.

Une série de travaux montre que les branchies de Lamellibranches, et plus accessoirement les autres organes palléaux, sont capables de puiser dans l'eau ambiante des substances dissoutes ou finement dispersées, et même des corpuscules solides plus volumineux. C'est ainsi qu'on admet de différents côtés que la branchie, en plus de sa fonction importante comme collecteur de nourriture planktonique, peut jouer un rôle encore plus immédiat dans la nutrition.

LE VERDISSEMENT DES HUITRES. — Parmi les phénomènes qu'on fait rentrer dans cette catégorie, il faut citer le verdissement des huîtres de Marennes, dû à l'absorption du pigment d'une diatomée, *Navicula ostrearia*. On trouvera dans la thèse de RANSON (1927) toute l'évolution de ce problème très controversé. Dès 1893, JOURDAIN formule clairement une hypothèse suivant laquelle le verdissement des branchies et autres surfaces externes est dû à l'absorption directe par elles du pigment provenant de la Navicule. Mais l'opinion la plus répandue veut que le pigment ne pénètre que par la voie du tube digestif pour être transporté dans d'autres régions du corps et notamment dans les branchies par les phago-

cytes, et finalement excrété à la surface par la diapédèse de ces derniers (PELSENEER 1892).

CARAZZI (1896), tout en se méprenant sur l'origine du pigment, est partisan de l'absorption directe. Pour lui, le pigment vert est d'abord concentré dans les épithéliums externes et ne se trouve que secondairement transporté dans le foie par les amibocytes. Sur des coupes d'huîtres vertes faites d'après sa méthode, on peut se convaincre de l'exactitude de ses descriptions histologiques. La substance verte, présente dans toutes les cellules épithéliales ordinaires des palpes et branchies, est localisée entre la surface et le noyau. Après la preuve, due à SAUVAGEAU (1907), que le pigment provient de la Navicule, RANSON (1927) démontre que l'absorption par la branchie est bien directe. Ces expériences, consistant à supprimer le tube digestif ou à suspendre l'Huître de manière que seules les branchies soient en contact avec la solution, paraissent à cet égard décisives.

L'ABSORPTION DES GOUTTELETTES D'UNE ÉMULSION. — De la même manière, les branchies et le manteau peuvent absorber de l'albumine ou de l'amidon en « solution » (CHURCHILL 1915-1916) qui se retrouvent dans les cellules épithéliales, sous forme de fines gouttelettes. Ici également les substances ne sont captées que par les surfaces épithéliales qui sont en contact immédiat avec le liquide. CHURCHILL croit probable l'absorption directe par l'épithélium des particules colloïdales d'albumine et aussi de l'amidon, par quelque chose d'analogue à une action phagocytaire.

L'ABSORPTION D'ENCRE DE CHINE. — Dès 1902, LIST, en étudiant le fonctionnement du foie chez la Moule, constate l'absorption rapide, par les cellules à grains des canalicules hépatiques, d'encre de Chine, ajoutée à l'eau ambiante. Il constate que, si l'on prolonge le séjour de ces animaux dans ce milieu, d'autres épithéliums, tels que ceux des branchies, des palpes, du pied, etc., absorbent également des grains d'encre. Le fait que l'absorption de cette substance par les épithéliums externes est postérieur à sa concentration par le foie est souligné par LIST comme un argument contre la thèse de CARAZZI, selon lequel de telles substances sont absorbées uniquement par les branchies et autres surfaces externes, et transportés secondairement au foie par les phagocytes.

LIST montre donc que le foie est le principal et le premier organe d'absorption, mais il ne conteste nulle part le pouvoir d'absorption directe des épithéliums branchiaux et autres. Les termes de sa description indiquent au contraire qu'il croit lui-même à ce pouvoir.

Une série d'essais faits au laboratoire de Banyuls sur des Lamelli-branches variés (*Mytilus*, *Tapes*, *Ostrea*, *Gryphea*, *Mya*, *Loripes*) ont toujours permis de constater un noircissement net des palpes et branchies. Les animaux étant maintenus dans l'eau de mer contenant en suspension une bonne encre de Chine très fine, le foie devient assez rapidement d'un noir intense. Puis on peut suivre le noircissement plus lent des branchies.

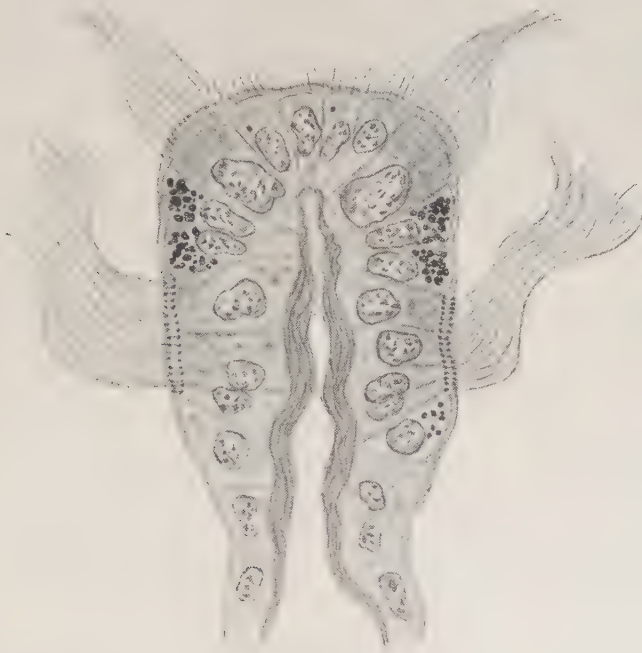


FIG. III. Filament branchial d'une Moule ayant séjourné entière 15 jours dans de l'eau contenant de l'encre de Chine; coupe, rouge magenta picro-indigo-carmin ($\times 1800$).

. Là deux catégories d'éléments concentrent l'encre de Chine, des amibocytes et des cellules épithéliales. Chez la Moule, on trouve au bout de dix heures à l'intérieur de la lacune, de nombreux phagocytes contenant de grosses vacuoles noires. Ils sont appliqués contre la paroi de la lacune ou tendus en forme de piliers en travers de cette dernière. D'autres amibocytes plus gros, à granulations basophiles ne sont pas chargés d'encre. L'accumulation de la substance étrangère dans les amibocytes de la lacune n'augmente pas par la suite de façon visible sur les coupes.

Dès ce moment, il existe aussi de petites vacuoles d'encre dans certains points de l'épithélium. Elles se multiplient les jours suivants, un peu partout, sans devenir abondantes, sauf dans la région intercalaire. Dans

ces cellules non ciliées, notamment chez la Moule, les vacuoles d'encre sont absolument constantes, plus grosses et bien plus nombreuses. C'est pourquoi, sur l'animal vivant, ces éléments dessinent le long du filament, deux bandes noires bien nettes. En coupe (fig. III) on voit la substance

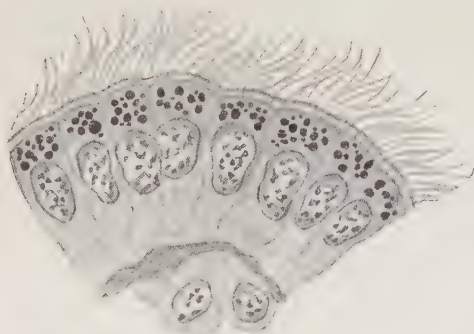


FIG. IV. Palpe de *Mytilus edulis*, détaché, après 15 jours de survie en présence d'encre de Chine; coupe, magenta picro-indigo-carmin ($\times 1800$).

étrangère concentrée dans les intercalaires en un système de vacuoles entre le noyau et la paroi externe. Dans l'épithélium apical, les vacuoles noires sont plus fines et bien plus clairsemées.

Des branchies, isolées de l'animal, qui possèdent une faculté de survie assez considérable, donnent dans la suspension d'encre de Chine, des résultats analogues. Leur noircissement est d'autant plus rapide que la suspension est plus concentrée.

Dans une première publication (HATT, 1926), je concluais que l'absorption par la branchie et les palpes est directe, et que les cellules épithéliales qui concentrent l'encre de Chine, la captent elles-mêmes dans l'eau de mer. La deuxième conclusion a été critiquée par YONGE (1928). Cet auteur, en répétant l'expérience de noircissement des branchies isolées, ne trouve qu'occasionnellement de l'encre de Chine dans l'épithélium. Pour lui, les seuls éléments capables de puiser les particules d'encre dans l'eau ambiante sont les phagocytes, qui sortent à la surface et s'y chargent de la substance étrangère. Après leur retour dans l'organe, ils pourraient céder secondairement l'encre à l'épithélium, mais il n'y aurait, d'après YONGE, aucune évidence d'absorption directe par ce dernier.

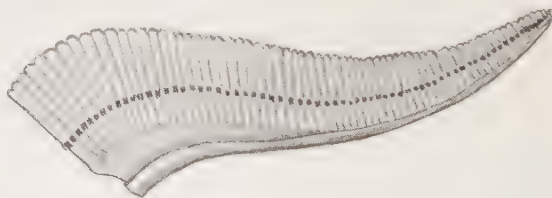


FIG. V. Branchie de Troque ayant séjourné quelques heures dans de l'eau contenant de l'encre de Chine; sur le vivant.

L'expérience sur la branchie isolée sert surtout à démontrer que l'encre pénètre directement du dehors dans l'organe, sans passer par le tube digestif. Pour l'observation cytologique de l'absorption, elle ne peut

se comparer que grossièrement à l'expérience sur l'animal entier. Quoique donnant dans l'ensemble les mêmes résultats, elle offre de mauvaises conditions. Si l'encre est diluée, sa concentration par l'épithélium est trop lente et les tissus délicats de cet organe souffrent visiblement de la survie trop prolongée. L'encre concentrée pénètre plus vite, mais il en résulte une action brutale, et donnant également des préparations beaucoup moins nettes que l'expérience sur l'animal entier. Cette dernière, au bout d'un temps suffisant, fournit par contre des coupes bien démonstratives, prouvant que l'accumulation d'encre de Chine dans les cellules intercalaires n'est pas occasionnelle, mais absolument constante (fig. III).

Le palpe, plus résistant, donne même à l'état de survie de bonnes coupes. La figure IV montre, après une survie de quinze jours dans l'encre, l'accumulation régulière de celle-ci dans l'épithélium des crêtes. Les amibocytes, bien moins nombreux ici que dans la branchie, et le tissu conjonctif fixe, formant la masse de l'organe, ne contiennent à ce moment pour ainsi dire pas d'encre. L'intervention des amibocytes, dans ces cas, n'est pas non plus évidente. Est-il nécessaire et même possible d'invoquer leur intermédiaire pour expliquer l'accumulation si régulière et uniforme d'encre de Chine dans des plages entières d'épithéliums qui sont en contact direct avec cette substance ? Pourquoi, dans la branchie, les phagocytes céderaient-ils leur encre avant tout aux cellules intercalaires ? Il faut en outre, remarquer que cette substance, comme le pigment de la Navicule, se concentre dans la moitié distale des cellules, entre le noyau et le plateau.

L'intervention des amibocytes est encore moins probable dans certaines cellules étroitement localisées décrites dans la branchie des Diotocardes (HATT 1927). Si l'on plonge un Troque ou simplement sa branchie isolée dans de l'eau de mer additionnée d'encre de Chine, il apparaît assez rapidement, vers le tiers inférieur de la hauteur des lamelles, une série régulière de points noirs (fig. V). Il existe, à ce niveau, dans chaque feuillet branchial un petit canal en cul-de-sac (fig. VI et VII t), s'ouvrant

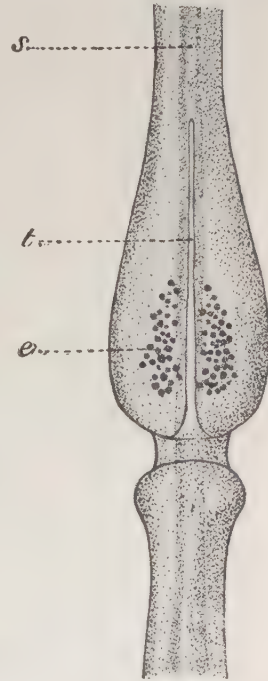


FIG. VI. Partie d'une lamelle branchiale de Troque ayant séjourné dans un milieu à encre de Chine, vue de face sur le vivant; s, lacune respiratoire; t, tube cilié; e, vacuoles d'encre de Chine.

à la base d'un renflement de la crête apicale et communiquant donc librement avec l'extérieur.

C'est l'épithélium tapissant ce tube qui se charge rapidement d'encre de Chine (fig. VI et VII e et fig. VIII). Ces cellules contiennent normale-

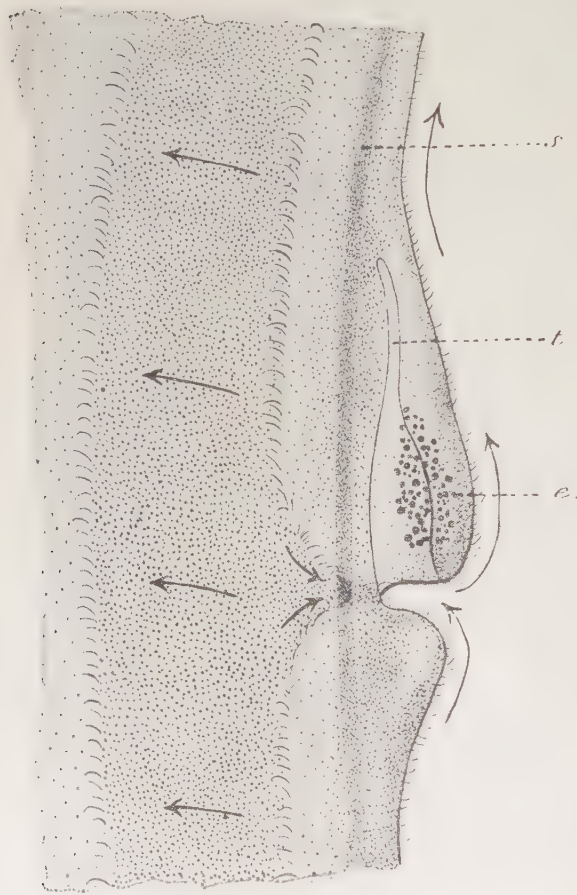


FIG. VII. Même lamelle que la figure VI, vue de profil.

ment de gros grains sphériques. Au cours de cette expérience, l'encre de Chine absorbée se trouve concentrée à l'intérieur de ces grains. Sur coupes, on trouve tous les stades du processus, depuis la fine couche noire revêtant la paroi du grain jusqu'à la vacuole absolument remplie et opaque. Ces éléments, par leur aspect et leur fonctionnement, rappellent les cellules à grains du foie des Lamellibranches.

Il faut noter que cet épithélium, par sa face libre en contact avec l'émulsion d'encre, se trouve par sa face profonde, directement appliqué contre le revêtement externe de la crête apicale dont il ne représente qu'un repli invaginé

(fig. VII et VIII). Aucun vide ne sépare les deux feuillets et les cellules absorbantes sont éloignées et bien isolées de la lacune circulaire avec ses amibocytes.

Il est peut-être trop exclusif de dire, comme YONGE, que seules les cellules des diverticules digestifs du foie sont capables d'absorber des substances finement dispersées, telles que l'encre de Chine, et que les épithéliums externes ne le peuvent pas. Les cellules à grains des branchies

de Diotocardes, qui présentent d'ailleurs une certaine ressemblance avec celles des diverticules digestifs des Lamellibranches, semblent bien posséder cette propriété, quoique à un degré moindre. Ensuite on pourrait citer les intercalaires des Lamellibranches, déjà moins actives, l'épithélium de leurs palpes et enfin les cellules apicales et d'autres éléments des branchies, qui n'absorbent qu'à un très faible degré.

Mais pour ce qui concerne la solution du problème envisagé ici, il faut reconnaître que la lente accumulation d'encre de Chine dans l'épithélium branchial ne peut pas rendre compte de l'infestation si rapide et intense par les germes des Porosporides. Elle n'a pas l'allure d'une vraie



FIG. VIII. Lamelle branchiale d'un Troque après quelques heures de séjour en présence d'encre de Chine; coupe transversale, magenta picro-indigo-carmin ($\times 1800$).

phagocytose capable de maîtriser avec facilité des éléments de la taille des gymnospires. Sa possibilité et son intensité dépendent nettement du type histologique des cellules épithéliales et sont sans doute conditionnées par leur degré de perméabilité. Ainsi que le fait remarquer von MOELLEN-DORFF (1925), un tel phénomène se rapproche bien plus de la résorption d'une suspension colloïdale que de la phagocytose.

LA CAPTATION DE PARTICULES SOLIDES DE GRANDE TAILLE AUTRES QUE LES GYMNOPORES. — Il en résulte que pour faire une comparaison utile avec l'absorption des gymnospires, il faut s'adresser à des particules solides du même ordre de grandeur que ces dernières.

Alors que l'épithélium des diverticules hépatiques peut encore capter des particules un peu plus grossières que l'encre de Chine, telles que le carmin et le tournesol (LIST 1902) ou même dans le cas du Taret, le bois (POTS 1923), il ne paraît plus possible de faire pénétrer des grains de carmin dans l'épithélium des palpes et branchies. D'autres essais, consis-

tant à faire aspirer par mes Lamellibranches des particules qui, par leur nature vivante et leur dimension, se rapprochent encore bien davantage des gymnospires, telles que des mérozoïtes d'*Aggregata* et d'abondantes cultures de bactéries vivantes ou tuées, donnent également, après étude histologique sur coupes, un résultat négatif. Les corpuscules de grande taille sur lesquelles portent ces tentatives ne pénètrent donc pas dans les branchies avec facilité et abondance comme les gymnospires.

Mais le cas de ces dernières ne paraît pourtant pas isolé. YONGE (1926, 1928) dans ses études sur la physiologie des organes de nutrition et d'absorption chez les Lamellibranches, décrit un phénomène tout à fait analogue. L'auteur constate que l'absorption de la nourriture à l'intérieur des organes digestifs a lieu selon deux mécanismes différents, selon la dimension des particules dont elle se compose. Les substances dissoutes et les particules fines, telles que l'encre de Chine et le carmin, pénètrent dans les cellules des diverticules digestifs et y sont concentrées en vacuoles. C'est là que leurs parties utilisables subissent la digestion intracellulaire.

Toutes les particules plus grossières, telles que des gouttelettes d'huile, des globules sanguins de poissons, des Diatomées, sont englobées dans la lumière du tube digestif, surtout de l'estomac, par des phagocytes pénétrant là en grande quantité par diapédèse. Quelques heures plus tard, YONGE constate le retour de ces éléments à travers la paroi du tube digestif. Ses coupes surprennent ainsi dans l'épithélium stomacal des phagocytes chargés d'hématies de Poisson ou de Diatomées, dont la digestion se poursuit progressivement.

La pénétration des gymnospires dans le tube digestif des Lamellibranches observée par LÉGER et DUBOSCQ doit s'expliquer de la même façon.

YONGE décrit aussi de tels phénomènes dans la cavité palléale. En mettant les branchies en contact avec une émulsion d'huile ou de l'encre de Chine, il constate à la surface de l'organe des phagocytes, en train de se charger de ces substances. Pour lui, ainsi qu'il a été dit plus haut, toute absorption directe par la branchie, même celle de substances finement dispersées, a exclusivement pour agent ces phagocytes, qui après leur retour en profondeur, céderaient secondairement leurs inclusions à l'épithélium. Cette opinion est peut-être trop absolue en ce qui concerne un certain pouvoir d'absorption des épithéliums par rapport aux substances finement dispersées.

Mais il est particulièrement intéressant d'apprendre que YONGE

signale le même retour dans ces épithéliums externes de phagocytes chargés d'hématies de Poisson captées en surface.

Mes expériences avec des bactéries et des essais plus récents avec des hématies de Poisson ne m'ont malheureusement pas permis de revoir cet intéressant phénomène qui, d'ailleurs, d'après YONGE, est moins fréquent dans la cavité palléale que dans le tube digestif.

Par la dimension des corpuscules qu'absorbe la branchie, c'est le cas qui se rapproche le plus de la pénétration des gymnosporos, dont l'étude va être, maintenant, abordée en détail.

c) LA CAPTATION DES GYMNOSPORES ET SON MÉCANISME.

LA LOCALISATION DES POINTS DE PÉNÉTRATION A LA SURFACE DE L'ANIMAL. — L'étude détaillée de ce phénomène se fait sur des coupes minces de petits Mollusques, Moules et Troques, fixés pendant les deux premiers jours après le début de l'infestation expérimentale. La pénétration, assez rapide, commence environ dix à douze heures après le premier contact entre l'hôte et le parasite, et devient très active au bout de quinze à vingt heures. Dans les infestations copieuses, le nombre des gymnosporos ainsi entrées dans l'assise épithéliale est certainement très élevé. Au cours des deux jours suivants, elles achèvent de traverser l'épithélium et franchissent la basale. A partir de ce moment, on les retrouve dans les phagocytes de la lacune branchiale où s'effectue toute leur évolution chez les Mollusques.

LÉGER et DUBOSCQ, qui se servent de jeunes Tellines, observent surtout l'infestation de la région apicale des crêtes branchiales. Chez les jeunes Moules, la zone de pénétration dans les filaments branchiaux est plus vaste. Ceci s'explique par la grande indépendance dont jouissent ici les filaments, de sorte que les gymnosporos peuvent être entraînées dans leurs intervalles. Ainsi on en trouve dans les cellules apicales, dans les intercalaires, dans les latérales et dans l'épithélium moins élevé qui leur fait suite. Les points de pénétration les plus fréquents semblent être la région apicale et le bord intérieur de la bande latérale. Dans des conditions favorables, pour ainsi dire chaque couple de filament ($5\ \mu$) contient une gymnospore, de sorte que la branchie, dans son ensemble, en est littéralement criblée. Il en est de même chez les Troques où la pénétration a surtout lieu sur la face latérale des lamelles, au bord postérieur de la bande vibratile. Le pied des Moules et leurs palpes sont le siège du même phénomène.

LA PÉNÉTRATION DANS LES ÉPITHÉLIUMS NORMALEMENT CILIÉS ET LES LÉSIONS QU'ELLE PROVOQUE. — Les gymnospires ainsi pénétrées de toutes parts dans la surface des organes se trouvent forcément contenues

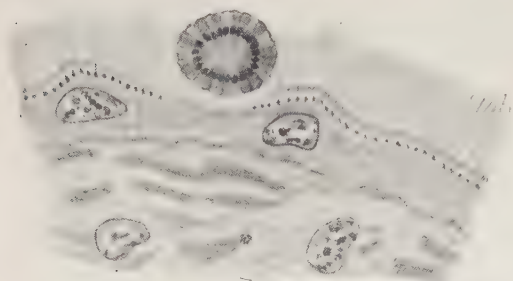


FIG. IX. Gymnospora de *Porospora gigantea* pénétrant dans le pied de *Mytilus minimus*; coupe ($\times 1800$).

dans des épithéliums de type varié, la plupart du temps dans des zones nettement ciliées. Chez la Moule où les éléments sont plus petits que chez la Telline, les gymnospires donnent rarement l'impression d'être contenues chacune dans une seule cellule. Elles semblent en général, empiéter sur le

territoire de deux ou même plusieurs éléments voisins, qui peuvent être de nature très différente, ainsi une intercalaire non ciliée et une latérale parfaitement vibratile.

Les figures XI à XIII et fig. 1, pl. III font voir le même aspect chez le Troque où les gymnospires en voie de pénétration paraissent souvent à cheval sur les dernières latérales et les cellules suivantes non ciliées. Dans l'épithélium plus plat du pied de *Mytilus* (fig. IX) les points d'entrée alternent avec les noyaux et ne semblent nullement correspondre au territoire d'une cellule



FIG. X. Gymnospora de *Porospora* pénétrant dans le pied de *Mytilus*; coupe ($\times 1800$).

définie. Ce même exemple montre que les cellules en contact avec la gymnospora sont normalement ciliées, sauf aux points de pénétration. Ici, la cuticule externe est interrompue; les granulations basales continuent un peu plus loin, pour s'arrêter à leur tour. Le point de pénétration correspond donc, dans cet épithélium entièrement sain et normal, à une lésion étroitement localisée et qui

s'approfondit lors de l'enfoncement progressif de la gymnospore (fig. x).

Dans les filaments branchiaux des mêmes animaux, la fragilité et le manque de cohérence de l'épithélium, dus à sa nature hétérogène, montrent encore davantage cet aspect nocif, lésionnel de la pénétration des gymnospores. Dans l'infestation copieuse de cet organe, il arrive souvent que deux ou plusieurs spores pénètrent simultanément ou à la file au même point. L'épithélium y est alors d'autant plus désorganisé. Les cellules sont écartées, lésées; des phagocytes apparaissent en surface et l'assise perd son ordonnance régulière. De telles infestations expérimentales trop massives, offrent un aspect de véritable destruction épithéliale qu'il n'est guère possible de représenter en figure.

L'HYPOTHÈSE DU POUVOIR MACROPHAGE DES CELLULES ÉPITHÉLIALES. — En expliquant l'absorption des gymnospores par un pouvoir phagocytaire de l'épithélium lui-même, LÉGER et DUBOSCQ comparent le rôle qu'ils attribuent à ce dernier au fonctionnement des cellules intestinales de certains Acariens. Les cellules de l'épithélium intestinal des *Liponyssus* émettent des pseudopodes et s'incorporent par phagocytose, les globules rouges du sang des Lézards dont cet Acarien fait sa nourriture. (REICHENOW 1918 et 1921). Dans ce cas qui rappelle ceux décrits par METCHNIKOFF (1878 et 1880), la nature amœboïde et phagocytaire de l'épithélium est évidente. Ce dernier n'est jamais cilié, mais formé de grosses cellules saillantes en massue, à forme imprécise, sans plateau et émettant des pseudopodes bien visibles.

Les circonstances sont bien différentes chez les Mollusques. Dès à présent, il ne semble plus possible de maintenir l'hypothèse d'un pouvoir phagocytaire de leurs cellules épithéliales à l'égard des gymnospores. La pénétration de ces dernières dans des groupes de cellules saines et normalement ciliées, la manière dont elles empiètent sur deux ou plusieurs éléments voisins, et souvent de nature différente, ne peuvent



FIG. XI. Pénétration d'une gymnospore de *Nematoopsis Legeri* dans une lamelle branchiale de Troque, région apicale, stade de 14 heures; coupe ($\times 1800$).

guère s'expliquer de cette façon. Il paraît clair que les lésions décrites plus haut n'ont pas préexisté à l'arrivée de la gymnosspore, mais sont causées par sa pénétration. L'épithélium ne joue donc, dans ce phénomène, qu'un rôle passif qui peut aller, ainsi qu'on l'a vu, jusqu'à sa destruction locale.

Le terme certain de cette migration étant l'arrivée des germes dans les amibocytes de la lacune, les observations plus poussées doivent chercher à répondre aux questions suivantes : Où et quand se fait l'englobement des gymnosspores par les phagocytes ? Quel est le rôle respectif

de ces deux éléments, dans la traversée de l'épithélium ?

ETUDE CYTOLOGIQUE DÉTAILLÉE DE LA PÉNÉTRATION CHEZ LE TROQUE. — Un des meilleurs objets, pour cette étude détaillée, est la branchie des Troques. Au bout de quatorze heures les gymnosspores sont engagées dans le bel épithélium prismatique des lamelles, parfois dans la région apicale (fig. XI), mais surtout au bord postérieur de la bande ciliée (fig. XII, XIII et fig. 1, pl. III),

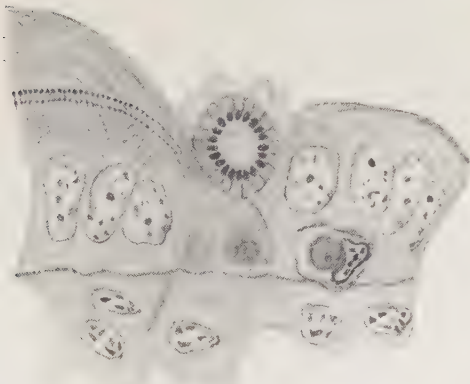


FIG. XII. Pénétration d'une gymnosspore de *Nematopsis Legeri* dans une lamelle branchiale de Troque, région latérale, stade de 14 heures; coupe ($\times 1800$).

soit à sa limite même, soit encore à son intérieur. A ce premier stade, elles ne sont qu'à moitié enfoncées, de manière à affleurer encore tout juste le niveau général des plateaux cellulaires. Ces derniers s'incurvent vers la gymnosspore, se dépriment devant elle, comme si elle exerçait une pression sur la surface. La cuticule, colorée en vert par le Prenant, ainsi que les granulations basales rouges et la ciliation sont interrompues devant la spore qui, par sa moitié profonde, est en contact intime avec les corps cellulaires.

Derrière la gymnosspore, ou sur ses côtés, on voit, dans la plupart des cas, émerger des expansions lobées, fines et transparentes, se colorant en rose pâle, comme le cytoplasme (fig. XII, XIII et fig. 1, pl. III). Ces formations, également très fréquentes aux points de pénétration dans la branchie de Moule sont remarquables par leur constance, au début de toutes les infestations. La gymnosspore elle-même, est déformée, allongée

dans le sens de sa progression (fig. XI à XIII et 1, pl. III) et semble parfois enfoncée comme un coin dans, ou mieux, entre les cellules qui s'écartent devant elle (surtout fig. XII). On a l'impression que la gymnosspore mue, ou plutôt tirée en avant, déprime la surface et s'insinue dans l'assise épithéliale, qui, écartée autour d'elle, la comprime latéralement. La petite dépression ainsi produite est parfois si profonde qu'elle prend l'aspect d'un canal, s'ouvrant brusquement dans la surface et atteignant les deux tiers de la hauteur de l'épithélium.

L'INTERVENTION DES PHAGOCYTES. — On peut admettre que la gymnosspore, qui est en réalité un bouquet radiaire de jeunes mérozoïtes nus vers le dehors, possède le pouvoir de s'accoler à la surface des cellules, et à la rigueur même d'attaquer ces dernières par un moyen chimique (HATT 1927 *a*). Mais ici, il s'agit d'une action mécanique. Or la gymnosspore est bien inerte et



FIG. XIII. Troque, pénétration de deux gymnosporides dans la région latérale.

dépourvue de tout appareil locomoteur, à quelque éclairage et grossissement qu'on l'étudie. Il paraît peu probable qu'elle puisse par ses propres moyens traverser un haut épithélium prismatique et perforer la basale même si elle est capable de s'incruster dans la surface.

Assurément, il n'est pas facile de démontrer d'une manière tout à fait évidente et indiscutable la captation en surface des gymnosporides, et surtout leur transport par les phagocytes, à travers l'épithélium. Au début d'une infestation bien réussie, surtout dans les cas massifs cités plus haut, on trouve en surface ou dans la région endommagée des filaments branchiaux, des phagocytes contenant des gymnosporides. Il est vrai que de telles images ne permettent pas d'affirmer à coup sûr leur retour en profondeur. Mais il faut remarquer qu'elles n'existent qu'au début de

l'infestation. Plus tard, on ne trouve jamais en surface de phagocyte contenant des gymnospires en voie d'évolution. Tous les phagocytes parasités sont alors à l'intérieur de la branchie. Mais la plus grande valeur démonstrative s'attacherait à la constatation de phagocytes au contact des gymnospires, pendant l'acte même de la traversée de l'épithélium. Il s'en faut que l'on puisse affirmer cette coïncidence dans tous les cas. Mais l'étude des points de pénétration fournit dans ce sens des indices assez nets, pour donner un certain appui à cette hypothèse. Dans de nombreux cas, on voit s'étendre à l'avant de la spore, une traînée plus foncée formant dans le cytoplasme épithélial une ombre grisâtre (fig. XIII, XI et I, pl. III)



FIG. XIV. Filament branchial d'une Moule ayant séjourné 10 heures en présence de gymnospires de *Porospora gigantea* et d'encre de Chine; amibocyte ayant phagocyté à la surface; coupe, magenta-picro-indigocarmin ($\times 1800$).

ayant la même teinte et le même aspect que les corps cellulaires des amibocytes de la lacune sous-jacente. On a parfois l'impression que cette sorte de voile se continue en profondeur avec les éléments de la lacune. La figure I, pl. III montre, au début de cette traînée, dirigée vers la gymnospire, un noyau qui est du même type que celui des amibocytes.

La saillie d'expansions lobées si fréquentes au cours de la pénétration de la gymnospire (fig. XII, XIII et I, pl. III) doit avoir une signification particulière. Elles pourraient être des bobes cytoplasmiques provenant de la lésion des cellules, Mais on peut se demander s'il ne faut pas les interpréter comme la partie active, hyaloplasmique d'un phagocyte dont le corps serait engagé dans l'épithélium. Elles apparaissent le plus souvent comme un bouquet de fines vésicules cytoplasmiques creuses, ce qui rappelle les appendices caractéristiques des amibocytes hyalins vésiculeux des Mollusques, tels qu'ils sont décrits chez *Mya arenaria*, par FAURÉ-FREMIET (1927). On connaît la vitesse avec laquelle ces éléments entrent en activité. On aurait ainsi des aspects de phagocytes engagés dans l'épithélium, au corps parfois étiré entre les cellules, et mal distinct, entourant la gymnospire de leurs lames hyalines, et la tirant en profondeur.

LA CAPTATION SIMULTANÉE DE GYMNOPORES ET D'ENCRE DE CHINE. — Pour faire davantage ressortir les phagocytes, on peut essayer de les marquer au moment de l'infestation. La méthode utilisée consiste à

plonger de jeunes Mollusques dans une suspension de gymnospires qui contient également de l'encre de Chine. Au bout de dix heures beaucoup de gymnospires sont encore simplement accolées contre la branchie.

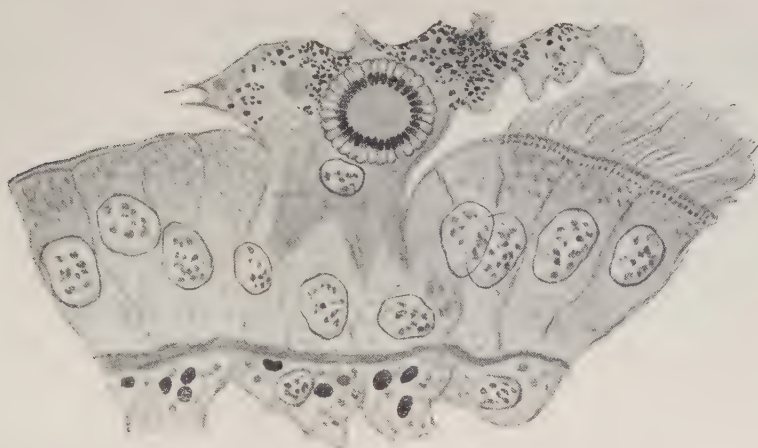


FIG. XV. Branchie de Moule, captation simultanée d'une gymnospora et d'encre de Chine; coupe ($\times 1800$).

Mais d'autres sont contenues dans des phagocytes appliqués à la surface de l'épithélium et ayant également absorbé de l'encre de Chine (fig. XIV). Ces éléments forment par endroits de véritables réseaux ou amas, d'aspect plasmodial, à plusieurs noyaux et dans lesquels les gymnospires voisinent avec les vacuoles d'encre de Chine. Certains d'entre eux (fig. XV) dont la partie distale contient ainsi des corps étrangers paraissent être engagés dans l'épithélium, par leur partie proximale qui a tout à fait l'aspect des traînées grises décrites plus haut.

Enfin, les gymnospires en voie de pénétration sont entourées des expansions lobées habituelles, qui contiennent ici de nombreuses et fines vacuoles d'encre de Chine, accumulées à leur base ou s'alignant à leur



FIG. XVI. Branchie de Moule, captation simultanée d'une gymnospora et d'encre de Chine; coupe ($\times 1800$).

surface (fig. xvi). Toute une série des spores légèrement incrustées dans la surface, et sur lesquelles on n'apercevrait rien de particulier en l'absence d'encre de Chine, ont ici leur contour souligné par de fines vacuoles



FIG. xvii. Moule; gymnospore bordée d'encre de Chine, sur le point de pénétrer dans l'épithélium branchial; coupe ($\times 1800$).

noires (fig. xvii). Le phagocyte de la figure xiv n'aurait qu'à s'enfoncer dans l'épithélium par diapédèse en prenant sa spore à la remorque pour que cette dernière, grâce à la fine couche de cytoplasme de la cellule-hôte qui l'entoure avec son réseau de grains noirs, présente un aspect analogue. Le résultat de cette expérience, sans être décisif, paraît favorable à l'hypothèse du rôle actif du phagocyte dans l'infestation.

LA TRAVERSÉE DE L'ÉPITHÉLIUM ET L'ARRIVÉE DANS LA LACUNE CIRCULATOIRE. — Il reste à suivre les gymnospires jusqu'au lieu définitif de leur évolution. Dans les stades de vingt-quatre heures chez le Troque, elles sont souvent entourées, dans l'épithélium, d'une zone de noyaux en pycnose, comme s'il s'exerçait dans leur voisinage une action nocive sur les cellules (fig. xviii). Après deux jours et demi l'épithélium s'est refermé sur elles (fig. xix). Les bords bombés de leurs logettes se sont raccordés en une surface unie, bordée d'un plateau régulier. Les gymnospires, en majorité encore intra-épithéliales, sont à présent situées dans le tiers profond des cellules, sous le niveau des noyaux, au contact de la basale. Autour d'elles, l'épithélium paraît modifié, creusé de lacunes ou de vides, dus probablement à l'écartement ou à la destruction des pieds cellulaires par les phagocytes. Ces phénomènes de corrosion locale de l'épithélium rappellent



FIG. xviii. Pénétration d'une gymnospore de *Nematopsis* dans l'épithélium branchial de Troque, stade de 24 heures, coupe ($\times 1800$).

ceux décrits par DE BRUYNE et ouvrent sans doute la voie au retour des phagocytes chargés de spores dans le tissu sous-épithélial. Dès ce moment, certaines gymnospires sont déjà parvenues au terme de leur migration, entourées d'un groupe de phagocytes (fig. 2, pl. III). La figure xx représente le cas correspondant dans un filament branchial de Moule. La cellule contenant la spore a encore un prolongement insinué dans l'épithélium. Les gymnospires restent désormais incluses dans les phagocytes de la lacune circulatoire (fig. 3, pl. III) où s'effectue leur évolution, jusqu'à la maturité.

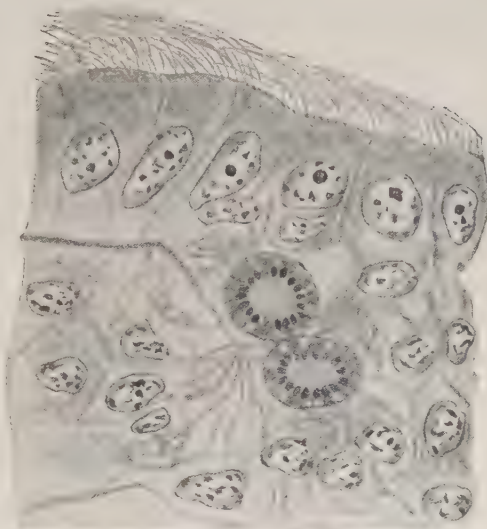


FIG. XIX. Gymnospires de *Nematopsis* dans l'épithélium branchial de *Troque* après 3 jours; coup. ($\times 1800$).

d) CONCLUSIONS

Il ressort de cette étude que le passage direct des gymnospires dans les épithéliums est hors de doute. La localisation des points de pénétration paraît avant tout déterminée par la possibilité d'un bon contact des germes avec les cellules. Elle semble dépendre de la nature des courants, de la disposition morphologique externe des organes exposés à ces derniers, bien plus que de la nature des cellules épithéliales.

L'étude détaillée de l'infestation, jointe aux expériences sur la fonction d'ab-



FIG. XX. Gymnospire de *Nematopsis* parvenue dans la lacune d'un filament branchial de Moule, 6^e jour; coup. ($\times 1800$).

sorption de la branchie, ne permettent plus guère de considérer l'épithélium comme phagocytaire et de lui attribuer le rôle actif dans la captation des spores. Il ne semble pas davantage possible d'admettre que la gymnosspore pénètre par ses propres moyens jusqu'à son point de localisation définitif. Nombre d'observations semblent au contraire indiquer que ce sont les phagocytes qui, intervenant tôt, sortent vers la surface, captent les spores et les font cheminer en profondeur jusque dans la lacune. Ce mode d'infestation parasitaire ne serait donc qu'un cas particulier du phénomène phagocytaire décrit par YONGE. La pénétration d'amibocytes du sang dans les épithéliums de la cavité palléale et également, leur sortie à l'extérieur, sont décrites et signalées par toute une série d'auteurs, notamment par PELSENEER (1892), DE BRUYNE (1896), CUÉNOT (1900 a), TURCHINI (1923), surtout en rapport avec l'excrétion, parfois aussi comme réaction de défense. Mais ici, il s'agit du retour en profondeur de l'élément migrateur ayant phagocyté en surface. Ce phénomène est surtout considéré comme un mode particulier d'alimentation (YONGE). Si on l'interprète comme une réaction de défense contre l'infection bactérienne des épithéliums, il est intéressant de noter que, dans ce cas, elle provoque l'infestation par un Sporozoaire.

Un dernier point mérite cependant d'être souligné. Dans les expériences de YONGE la pénétration d'hématies dans les branchies est un phénomène peu fréquent. Mes propres essais avec des globules rouges de Poisson, des Bactéries, etc., ne l'ont pas mise en évidence, alors que les corpuscules employés, dont les dimensions correspondent bien à celles des gymnosspores, frôlaient les branchies longuement et en nombre énorme. Comparée à l'absorption d'autres particules de nature analogue, celle des gymnosspores est donc beaucoup plus facile et abondante. Il faut sans doute attribuer ceci à la nature spéciale de ces germes. Dans toutes les expériences décrites, les Mollusques aspirent le contenu de nombreux kystes rectaux de Crustacés qui fournissent des gymnosspores aux deux stades évolutifs décrits dans le premier chapitre. Les unes nues, les autres pourvues d'une membrane. Or, tous les germes absorbés paraissent bien appartenir au type nu, dépourvu de membrane, qui serait donc la seule forme mûre capable de pénétrer dans l'hôte et d'y évoluer. Leur pénétration étant précédée d'un stade d'accolement à la surface, il est probable que les jeunes mérozoïtes composant la spore radiée ont le pouvoir de s'y fixer, peut-être même de s'y incruster et de produire une irritation locale, stimulant la phagocytose. Ils seraient ainsi bien plus exposés à être

la proie de cellules macrophages, attirées vers eux. Quant aux stades immatures, ils seraient balayés de la surface branchiale, comme des corpuscules quelconques.

Dans l'état actuel, l'infestation semblerait donc résulter de l'action combinée de la gymnosspore et du phagocyte, la première jouant le rôle déterminant, ce dernier, le rôle mécanique, alors que l'épithélium n'aurait qu'un rôle passif.

CHAPITRE III

L'ÉVOLUTION DANS LES BRANCHIES DE MOLLUSQUES DEPUIS LA GYMNASPORE JUSQU'AU STADE MÛR

1. — Les premières transformations menant aux sporozoïtes.

Une fois parvenues sous l'épithélium, dans les lacunes de la branchie, les gymnaspores, liées au sort de leurs cellules-hôtes, ne paraissent plus effectuer dans le Mollusque, aucune migration notable ou obligatoire. Elles se développent sur place jusqu'à maturité complète. Les jeunes Lamellibranches des expériences, toujours coupés en entier, ne montrent de stades évolutifs dans aucune autre partie du corps. Il ne semble donc pas que les phagocytes ainsi chargés, même lorsqu'ils paraissent libres dans des lacunes assez vastes, soient entraînés par la circulation dans d'autres organes.

LES CORPUSCULES DOUBLES SIDÉROPHILES. — La première évolution qui se fait à l'intérieur de la gymnosspore est sensiblement la même dans les deux espèces examinées. Elle sera d'abord décrite chez *Porospora*. Son étude nécessite des coupes très minces, et, autant que possible équatoriales montrant les mérozoïtes en entier, dans le sens de leur longueur. Les descriptions qui suivent sont dues, pour *Porospora*, à l'infestation expérimentale de Troques et pour *Nematopsis* surtout à l'infestation de Moules.

Lors de leur pénétration, beaucoup de gymnaspores présentent sur les coupes un aspect entièrement homogène (fig. 4, pl. III et fig. 19, pl. IV), leurs mérozoïtes paraissant identiques entre eux. Dans d'autres cas, ces derniers ont très tôt une colorabilité différente. Certains d'entre eux, répartis de façon quelconque, retiennent mieux l'hématoxyline ferrique que ceux des régions intermédiaires. Les spores étant, de toute façon,

plus didérophiles que le tissu de l'hôte, il faut procéder à une bonne différenciation. Au petit grossissement, elles apparaissent alors au milieu du tissu clair de la branchie, comme des anneaux noirs plus ou moins interrompus, grâce à l'alternance de rayons foncés et de rayons plus clairs, formés par des éléments fixant l'hématoxyline à des degrés différents. Cette diversification des mérozoïtes par l'augmentation inégale de leur colorabilité, se généralise et s'intensifie rapidement.

Le fort grossissement y montre vers le deuxième jour, l'élément caractéristique de toute cette première phase, et qui persiste jusqu'au milieu de la deuxième semaine (fig. XXI et XXII et 5 et 6, pl. III et 20, pl. IV). Dans les cas bien typiques, chaque rayon foncé, vu au fort grossissement,

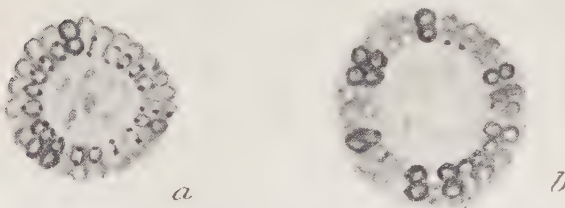


FIG. XXI. Gymnospores de *Porospora gigantea* évoluant dans le Troque; a et b, stades de 7 jours; coupe ($\times 2700$).

a l'aspect d'un couple de vésicules sidérophiles accolées et disposées radialement, telles qu'on en voit surtout sur les figures XXII, 6, pl. III et 20, pl. IV. Cet élément a la même longueur que les anciens mérozoïtes,

soit environ $2\ \mu$. Les deux vésicules qui le composent sont sensiblement égales entre elles, tant par leur dimension que par la colorabilité prononcée. Leur paroi est d'une épaisseur assez régulière; elle porte assez fréquemment un grain sidérophile accolé au pôle libre (fig. 5, pl. III). L'ensemble paraît plus épais qu'un mérozoïte, surtout dans la moitié proximale. La gymnospore ne prend jamais en entier cette constitution particulière. Même avant sa dislocation, lorsqu'elle est encore bien cohérente, des zones radiales plus claires viennent toujours çà et là s'intercaler entre les couples de vésicules. Mais cet aspect est tout à fait constant et caractéristique du début de l'évolution. Il atteint sa forme la plus typique au bout d'une semaine environ (fig. XXII et 6, pl. III).

LES DIFFÉRENTS ASPECTS DES MÉROZOÏTES PEU COLORABLES. — Les rayons plus clairs présentent pendant cette période un aspect un peu plus varié, mais où l'on retrouve toujours plus ou moins, la structure des mérozoïtes primitifs. Le contour de ces derniers est souvent bien marqué d'un fin trait gris. Au degré de différenciation employé, ils sont pâles et effacés par rapport aux couples de vésicules et à peine aussi colorés que les cellules du Mollusque (fig. XXI et 5). Le noyau existe à des degrés

variés de visibilité, avec une fine membrane plus ou moins colorée. Il porte fréquemment, à chacun de ses pôles, un grain noir très net (fig. XXI *a* et 5). Parfois aussi la substance colorable s'étend sur le pôle nucléaire comme une calotte noire. Ce couple de grains est également très caractéristique et constant et se retrouve à peu près aussi longtemps que les vésicules décrites plus haut. Il existe souvent avec la même netteté; lorsque le noyau est complètement invisible ou à peine estompé, sous forme d'une aire un peu plus claire que le fond gris de la gymnospore. L'écartement de ces grains géminés, même lorsqu'ils paraissent isolés sur fond homogène, correspond toujours à la longueur d'un noyau. Ils sont parfois reliés par un trait droit, et plus rarement courbe (fig. XXI *a* et 5). Parfois, il existe à la périphérie [de la gymnospore un troisième grain sur le prolongement des deux précédents.

Chez *Nematopsis Legeri* cette première évolution est tout à fait analogue. Dans les mérozoïtes, moins nombreux mais plus gros, le noyau au moment de la pénétration est vésiculeux et presque sphérique (fig. 19, pl. IV). Dès ce moment, chaque individu contient un grain d'aspect centriolaire dans le cytoplasme distal, ou parfois appliqué latéralement contre la cloison. Ce dernier reste souvent visible lors de l'effacement du noyau. Par contre les grains polaires du noyau n'apparaissent pas dans les préparations de cette espèce. Les corpuscules doubles sont semblables à ceux de *Porospora* (fig. 20, pl. IV).

L'ÉVOLUTION ANORMALE DANS UN CAS D'INFECTION BACTÉRIENNE. — Il m'est arrivé, une fois, de constater une évolution aberrante. Sa localisation restreinte, à la base d'une branchie, en un point où cette dernière montre une infection bactérienne, indique qu'il s'agit d'un phénomène pathologique. Dans cette zone, les gymnospores subissent une désagrég-

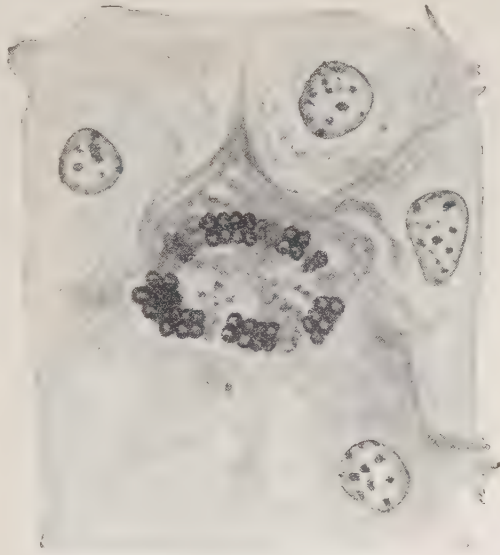


FIG. XXII. Gymnospore de *Porospora gigantea*, évoluant dans le Troque; stade de 7 jours; coupe ($\times 2700$).

gation prématurée, au stade des vésicules sidérophiles. Ces dernières, éparpillées dans les cellules de l'hôte, où elles voisinent avec des bactéries, sont boursoufflées jusqu'à atteindre un diamètre de 2μ (fig. XXIII). Certaines d'entre elles sont accouplées, d'autres paraissent simples, quelquefois avec l'apparence d'une cloison interne. Dans le reste de la branchie, l'évolution est normale.

INTERPRÉTATION DES CORPUSCULES DOUBLES. HYPOTHÈSE DE LA COPULATION. — Aux transformations évidentes que sont en train de

subir les mérozoïtes et leur appareil nucléaire, on devine bien l'importance d'un stade évolutif si constant. Mais la petitesse de ces formations rend leur interprétation délicate. Il semble qu'une partie seulement des éléments de la gym-

nospore, les individus sidérophiles, évolue à partir de ce moment, pour donner des sporozoïtes mûrs. Résultent-ils simplement de la transformation progressive d'autant de mérozoïtes alors que les autres dégèrent sans évoluer? Ou bien les formes peu colorées avec

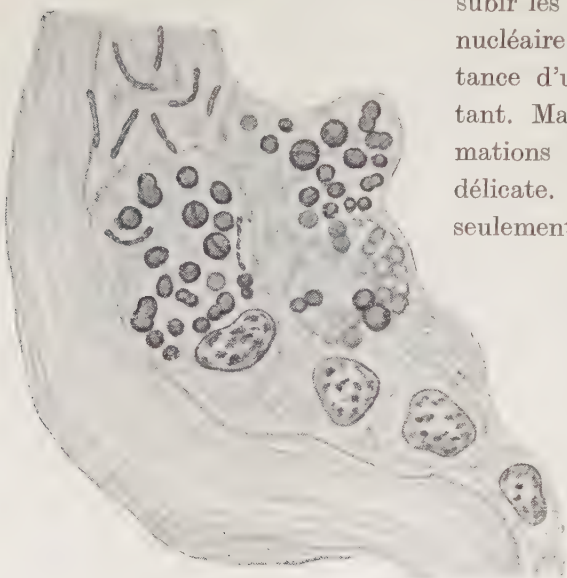


FIG. XXIII. Evolution pathologique de gymnosporidia de *Nematopsis* dans une branchie de Moule infectée de Bactéries, l'après 6 jours; coupe ($\times 2700$).

leur transformation nucléaire, jouent-elles un rôle dans la genèse des couples sidérophiles? Tous les aspects décrits existent simultanément dans les gymnosporidia de 2 à 8 jours, de sorte qu'il est difficile de les sérier par ordre chronologique.

L'hypothèse la plus simple consiste à voir dans un couple sidérophile un mérozoïte gonflé et devenu plus colorable, dont la vésicule interne représenterait le noyau, et l'externe, la partie cytoplasmique distale. Les mérozoïtes plus ou moins colorés et à noyaux en voie de transformation établiraient la transition entre les deux termes. Il faut objecter à cette manière de voir l'apparence identique des deux vésicules d'un couple et leur aspect nucléaire. Lors de la dislocation de la spore

et de la dispersion de ses éléments (fig. xxiv), les deux vésicules des couples restent toujours réunies, mais il n'est plus possible de les distinguer l'une de l'autre. Ceci illustre bien qu'il s'agit d'un corpuscule unique, mais à deux moitiés identiques. On est donc amené à considérer cette forme comme un élément binucléé.

Dans cette hypothèse, ses deux noyaux résultent ou bien de la division du noyau appartenant au mérozoïte, ou bien encore de son accouplement avec celui d'un élément voisin. Les formes à deux grains très colorables situés aux pôles des noyaux à membrane effacée (fig. xxi a et 5) représenteraient, dans la première hypothèse, des phases de cette mitose.

Mais l'hypothèse la plus naturelle est celle de l'accouplement sexuel. Dans cette interprétation, le corpuscule double représente la copula. Les mérozoïtes du début, une fois arrivés dans le Mollusque, entreraient en activité comme gamètes, vraisemblablement sans avoir à subir au préalable d'autres transformations morphologiques que la différenciation des gamètes mâles. La vésicule proximale serait un noyau resté en place ; l'autre représenterait le noyau d'un mérozoïte voisin venu se mettre sur son prolongement. Il y aurait donc anisogamie entre un gamète fixe et un gamète migrateur. Ce dernier serait constitué essentiellement de substance nucléaire. Le pâlissement d'une partie des mérozoïtes et la disparition de leur noyau devrait être mis en rapport avec ce phénomène. La persistance, après cet échange karyogamique unilatéral, du corps cytoplasmique du mérozoïte « mâle » paraît en contradiction avec la fusion totale des gamètes chez les Grégarines. Mais ces corps cellulaires représentent plutôt un reliquat du kyste mâle après l'expulsion des microgamètes, expulsion reportée ici par le changement d'hôte. La persistance prolongée du stade interprété comme copula est également surprenante, quoiqu'on puisse citer des cas de pronuclei restant accolés longtemps avant de s'unir. Il faut reconnaître que de tous les phénomènes

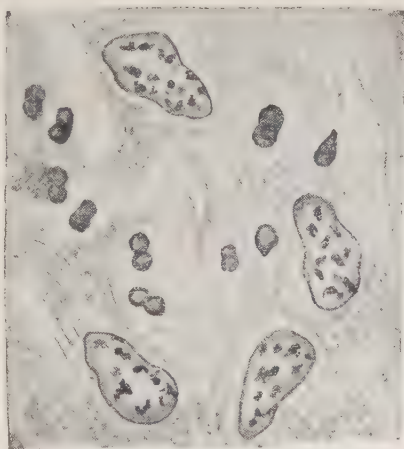


FIG. xxiv. Dissémination des corpuscules de la gymnospore de *Porospora gigantea* dans une branche de Troque, après 12 jours; coupe ($\times 2700$).

connus du cycle des Porosporides celui-ci est le seul qui ressemble à une copulation. La vérification de cette hypothèse comblerait une importante lacune, mais les documents actuels ne permettent pas de se prononcer définitivement. Les préparations obtenues jusqu'ici ne mettent pas nettement en évidence une migration des noyaux.

LA TRANSFORMATION DES CORPUSCULES EN JEUNES SPOROZOÏTES. — Pendant ces changements, la gymnosspore peu à peu se disloque. Tout en devenant indépendants, les corpuscules qui s'y différencient gardent encore plus ou moins longtemps la disposition radiaire. Leur ensemble régulier est souvent étiré ou disjoint par les déformations de la cellule-

hôte (fig. xxii et 6, pl. III). Il arrive même que dès ce stade, ils soient complètement dispersés (fig. xxiv).



FIG. XXV. Sporozoïtes de *Porospora* après 17 jours; coupe ($\times 2700$).

Après cette phase de repos apparent et de transformations internes, qui dure près de deux semaines, les corpuscules sidérophiles subissent un dernier remaniement, qui en fait de jeunes sporozoïtes. Dès le douzième jour, on trouve chez *Porospora*, à côté des éléments trapus caractéristiques de la phase précédente, des individus de même

dimension, mais plus élancés en forme de goutte (fig. xxiv et 8-9, pl. III). Ils semblent ne comporter qu'un noyau, mais leur forte colorabilité masque leur structure interne. Ce sont les jeunes sporozoïtes, qui désormais s'accroîtront rapidement.

Après dix-sept jours, tous les corpuscules ont pris cette forme à deux extrémités dissemblables (fig. xxv, 7, 10 et 11, pl. III). Les plus petits d'entre eux mesurent 3 à 5 μ et présentent un noyau nucléolé net, au tiers de leur longueur, du côté de la pointe. Le cytoplasme, très colorable par l'hématoxyline, contient des bandes particulièrement foncées vers le gros bout. Sur ce fond sombre, le noyau ovalaire ressort nettement. Son nucléole est souvent bien central, d'autres fois plus excentrique, presque pariétal. La membrane nucléaire n'est pas uniformément visible, mais soulignée localement par des amas de substance sidérophile, notamment du côté de la pointe, où une bande foncée assez constante en forme de triangle ou de chevron, sépare le noyau d'un petit champ terminal clair. La pointe elle-même est souvent occupée par un grain noir. Le nucléole semble parfois relié à la bandelette par un tractus rectiligne.

Chez *Nematopsis*, les jeunes sporozoïtes sont analogues. Les premiers bien individualisés, visibles à trois semaines, sont des petits stades piri-formes, de $2,5\ \mu$ de long (fig. xxvi et 21, pl. IV). Leur corps large et leur pointe effilée les font ressembler à des *Piroplasma*. Quelques grands individus atteignent dès ce moment $4\ \mu$ (fig. 22, pl. IV). Le noyau est ici franchement central, avec une paroi chromatique épaisse et souvent l'apparence d'un nucléole pariétal. Des traînées colorées relient le noyau à la paroi ou s'étalent contre celle-ci. Le grain de la pointe est souvent très net.

Il n'est pas douteux que les sporozoïtes résultent de la transformation des corpuscules doubles, formés dans la gymnospor. Au moment où les premiers sporozoïtes apparaissent, les corpuscules doubles sont les seuls éléments qui subsistent en abondance. Puis ils disparaissent et sont remplacés par les sporozoïtes. Au stade de 3 à $5\ \mu$, ces derniers sont incontestablement mononucléaires. Même lorsque le noyau est central, comme chez *Nematopsis*, leur forme, à une extrémité effilée, peut rappeler les éléments primitifs, bacilliformes de la gymnospor. On serait donc tenté de les faire dériver de ceux-ci, en admettant la correspondance de la pointe du sporozoïte avec l'extrémité proximale, nucléée du mérozoïte.

L'étude des préparations démontre le contraire. Ainsi qu'il a été dit plus haut, l'orientation radiée de la gymnospor se conserve souvent assez longtemps, pendant l'évolution de ses éléments. Or, chaque fois que ces derniers restent ainsi groupés jusqu'au stade de sporozoïte, ils sont invariablement disposés la pointe en dehors. Ceci compte pour *Porospora* (fig. 7, pl. III, cf. même xxxviii) aussi bien que pour *Nematopsis* (fig. 21, pl. IV). Cette orientation des sporozoïtes montre donc que leur pointe dérive de l'extrémité distale des mérozoïtes primitifs. Elle souligne l'importance de la métamorphose qui s'est accomplie, autant dans la forme externe, que dans l'appareil nucléaire. Le corpuscule double, stade intermédiaire dans le temps, forme, avec ses deux moitiés symétriques, la transition entre les deux éléments. Il n'est guère possible d'admettre qu'un corpuscule double puisse donner deux sporozoïtes. On n'observe jamais une telle division. La dimension des plus jeunes sporozoïtes ($2,2\ \mu$) est égale à celle des corpuscules de la même préparation. En outre, les sporo-

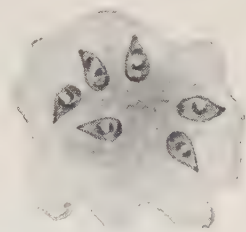


FIG. XXVI. Sporozoïtes de *Nematopsis* évoluant dans un phagocyte de Moule, après 21 jours; coupe ($\times 2700$).

zoïtes restés en groupe, ne sont jamais disposés par couples ou sur deux rangs ainsi que cette hypothèse le rendrait nécessaire (fig. 7 et 21, pl. III et IV). D'ailleurs l'existence de divisions métagames implique généralement la présence de plusieurs sporozoïtes dans la même spore. Or, dans le groupe de Grégarines étudié ici, les spores sont toujours monozoïques.

Tout parle en faveur de la transformation directe des corpuscules doubles en sporozoïtes par allongement de l'extrémité distale. Le noyau central ou sub-central dériverait de la fusion des pronucléi du corpuscule. Le sporozoïte serait donc le zygote.

2. — La formation de la spore définitive chez *Nematopsis*.

LES SPOROZOÏTES DE CINQ SEMAINES OBTENUS AU LABORATOIRE. — Quoique l'évolution ultérieure de *Nematopsis* soit illustrée par une série de stades moins complète que celle se rapportant à *Porospora*, sa description doit néanmoins précéder. Car d'abord, la spore définitive du genre *Nematopsis* est connue depuis longtemps (SCHNEIDER 1892) et LÉGER et DUBOSCQ ont fait connaître quelques étapes de ce développement, trouvées dans la nature. En outre, cette évolution est typique alors que la seconde est plutôt aberrante. L'évolution de *Nematopsis* paraît lente. Les sporozoïtes qui, à trois semaines, mesuraient 2,5 à 4 μ (fig. 21 à 23, pl. IV) atteignent à cinq semaines 4 μ (fig. 24, pl. IV). Ils ne se distinguent des premiers que par une

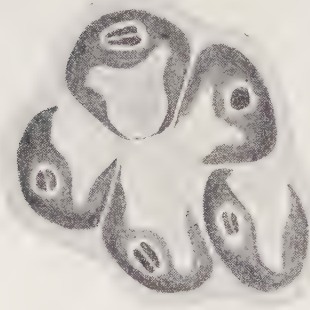


FIG. XXVII. Kyste à spores, en voie de maturation, attribué à *Nematopsis Legeri*, dans *Mytilus minimus*; coupe ($\times 1800$).

simple augmentation de volume. Au sein de leurs cellules-hôtes, le futur kyste est déjà indiqué sous forme d'une masse à contour net et régulier résultant à ce qu'il semble de la transformation kystique des phagocytes. C'est la forme la plus avancée obtenue par infestation expérimentale.

LA FORMATION DE LA SPORE ET L'ÉVOLUTION DU SPOROZOÏTE DANS LA NATURE. — Les stades suivants sont dus, comme ceux décrits par LÉGER et DUBOSCQ chez *Nematopsisportunidarum*, à l'infection naturelle, de sorte que leur âge ne peut être précisé. Le plus intéressant d'entre eux est un kyste trouvé dans un *Mytilus minimus* de Banyuls (fig. XXVII). Dans sa substance hyaline, les jeunes spores ménagent des logettes encore

irrégulièrement arrondies, d'un grand diamètre de 10 à 11 μ . Elles possèdent une fine paroi propre et s'aplatissent réciproquement à leur face de contact, de sorte qu'en ces endroits, aucune substance kystique ne pénètre entre elles. Chacune contient un sporozoïte vermiforme, très colorable, d'environ 28 μ de long, deux fois replié sur lui-même, et tournant sa convexité vers le dehors, sans doute orienté par la pression des spores voisines. Son noyau clair, paraissant d'après les coupes, presque médian, contient un corps chromatique d'aspect remarquable, sorte de nucléole plat. Sur les coupes transversales un trait clair le subdivise en deux moitiés parallèles, comme s'il était formé de deux disques superposés. La spore n'a pas encore, dans ce cas, la forme régulière en ellipsoïde qu'elle possède à l'état mûr. L'épispore gélatineuse semble faire défaut et si la fine paroi des loges représente l'endospore, elle ne possède pas encore la colorabilité qui la distingue plus tard, et doit être molle ainsi qu'en témoignent les déformations qu'elle subit.

Ce stade qui ne peut, pour le moment, être attribué qu'à *Nematopsis Legeri*, doit cependant être accueilli avec une certaine réserve. Quelques-unes de ces particularités peuvent suggérer qu'il s'agit d'une forme de dégénérescence. Or, sur la coupe, il a une localisation tout à fait anormale, étant isolé presque en dehors de l'animal, et il n'est pas prouvé qu'il ne soit parvenu là qu'au moment de la fixation du Mollusque.

Il manque les stades intermédiaires entre les précédents et celui-ci. L'évolution normale doit être simple et consister en un accroissement du sporozoïte, avec sécrétion de la membrane sporale et transformation kystique autour des futures spores.

Le stade suivant, trouvé dans un Troque, est représenté à un faible grossissement par la figure 25, planche IV. Ici le kyste et les deux parois de la spore ont déjà leur aspect définitif. Les sporozoïtes aussi sont déjà tassés, de manière à cacher leur double enroulement. Les noyaux relativement petits contiennent également un nucléole plat.

LA SPORE MÛRE. — Enfin la figure 26, planche IV, montre la spore mûre, telle qu'on la voit sur le vivant au fort grossissement. L'enveloppe interne ou endospore, épaisse et solide, a la forme d'un ellipsoïde régulier de 14 sur 8 μ . L'épispore, peu réfringente, et d'ailleurs plus ou moins développée suivant les kystes, l'entoure d'une gangue gélatineuse, plus épaisse à l'équateur. Le sporozoïte est un vermicule allongé, mesurant 30 μ , parfois davantage. Il est à l'étroit et très tassé dans sa coque, de sorte qu'au premier abord on distingue mal ses divers tronçons super-

posés. L'observation de stades en voie d'éclosion dans le Crabe montre avec plus de netteté qu'il est deux fois replié sur lui-même. Le noyau apparaît comme une vésicule claire dans la partie antérieure plus massive.

Ces spores sont réunies en orientation quelconque dans la masse kystique granuleuse (fig. 27, pl. IV), où une coloration rapide au vert de méthyle met en évidence quelques noyaux dispersés. La forme des kystes et le nombre de leurs spores apparaît très variable; leur localisation la plus fréquente est à l'intérieur des branchies. C'est l'ancienne *Porospora galloprovincialis* de LÉGER (1905) qui a été rapportée depuis (HATT 1927) à la Grégarine de l'*Eriphia* : *Nematopsis Legeri*. La spore décrite clôt donc l'évolution de cette espèce chez les Mollusques.

3. — L'Évolution jusqu'à maturité des sporozoïtes de *Porospora*.

L'ACCROISSEMENT ET L'ÉVOLUTION DES SPOROZOÏTES JUSQU'À TROIS SEMAINES. — La croissance des jeunes *Porospora* est relativement rapide; les plus petits sporozoïtes trouvés dans des Mollusques (Troques) infestés depuis dix-sept jours, mesuraient 3 à 5 μ (fig. xxv et 7 et 10, pl. III). Mais dès le courant de cette troisième semaine, les formes de 7 à 9 μ ne sont pas rares. Les figures 10 à 16, pl. III illustrent cette évolution consistant surtout en un allongement du corps, qui devient arqué et dont les deux extrémités restent dissemblables. Au sein du cytoplasme toujours bien colorable et plus ou moins granuleux, le noyau tend à devenir médian. Son nucléole central est pendant cette période particulièrement net. Dans l'extrémité effilée on voit souvent le grain déjà signalé, au milieu d'un petit champ plus clair. L'autre extrémité devient légèrement acuminée.

Après trois semaines, les sporozoïtes approchent de leur maturité (fig. 14). Grâce à la dimension qu'ils atteignent et à leur forme arquée, il est rare qu'ils soient compris en entier dans une même coupe mince. Les plus grands paraissent mesurer environ 14 μ sur 1,2 d'épaisseur. Le noyau subit dans cette dernière période, une évolution caractéristique. Il s'accroît, de manière à occuper toute la largeur de l'animal. Le nucléole de central est devenu terminal, aplati contre un des pôles, sous forme d'une lentille ou même d'une calotte chromatique. Il paraît moins volumineux et la calotte polaire, finement étalée, est souvent assez insignifiante. Par contre, il se forme dans l'intérieur un fin réseau nucléaire, plus ou moins colorable. Ces sporozoïtes sont réunis en nombre variable dans

les beaux phagocytes de la lacune branchiale (fig. 14, pl. III, et fig. xxviii) ou dans des complexes de phagocytes. Ils sont généralement orientés d'une façon plus ou moins parallèle au sein d'une cellule-hôte, allongée dans le

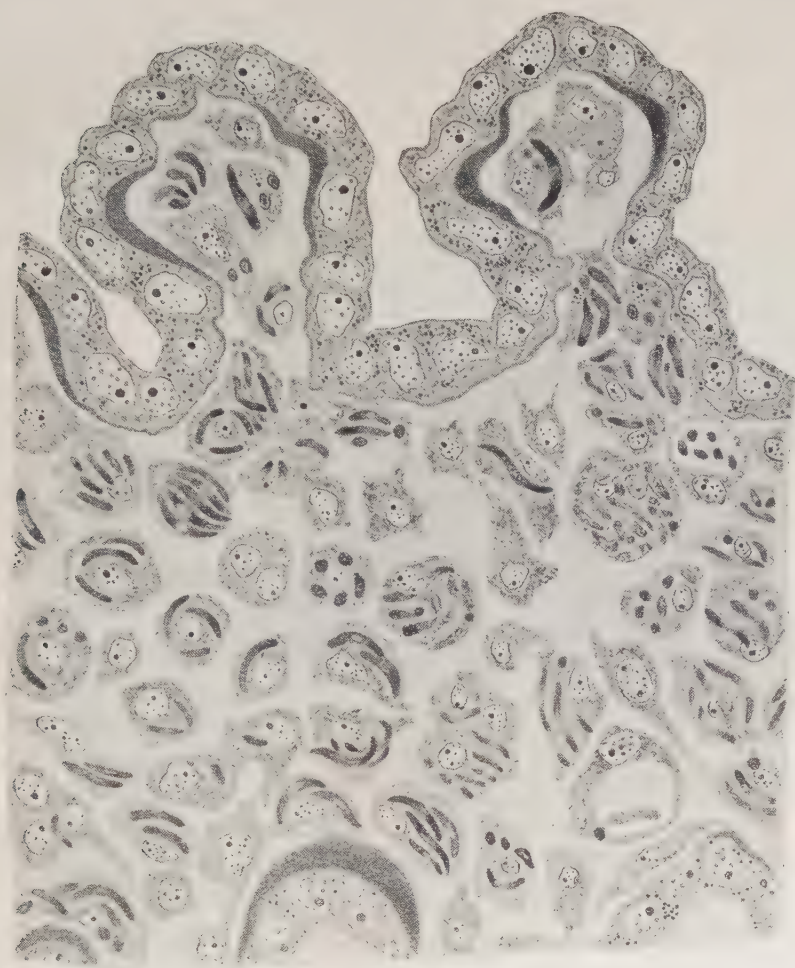


FIG. xxviii. Branchie de Troque infestée de *Porospora* à la fin de l'évolution des sporozoïtes, en coupe.

même sens. Celle-ci paraît entièrement normale, et à part elle, aucune trace de kyste, d'enveloppes ou de spore, n'est visible autour des vermicules.

LES SPOROZOÏTES MÛRS. — La maturité complète est certainement atteinte au bout de sept semaines, ainsi que le prouve la réinfestation du Homard avec des sporozoïtes de cet âge. Ces derniers ont alors tous

atteint leur aspect définitif. Il est probable qu'ils sont mûrs bien auparavant; mais la nécessité d'économiser le matériel n'a pas permis jusqu'à présent de fixer exactement le minimum de temps nécessaire à leur évolution. Celle-ci s'effectue après l'infestation expérimentale du Troque, dans d'excellentes conditions, de sorte que les branchies des jeunes animaux sont bourrées d'innombrables vermicules mûrs, groupés en petits com-

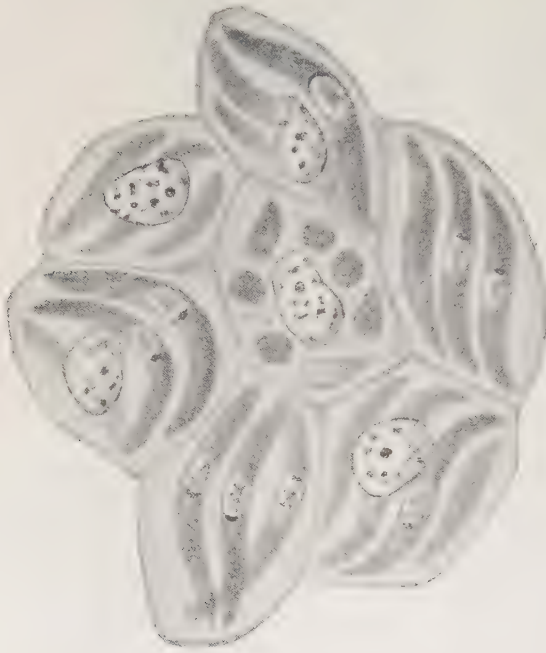


FIG. XXIX. Sporozoïtes mûrs de *Porospora gigantea* dans des phagocytes de Troque; après 7 semaines ($\times 2700$)

plexes, dont beaucoup, lors de l'étude sur le vivant, frappent par leur régularité. Dans ces derniers, les jeunes Grégarines sont enroulées parallèlement, en faisceau hélicoïdal à contour fusiforme et dont le sens d'enroulement, dans tous les cas où il a été possible de le contrôler, est dextre (fig. 15, pl. III)¹. Le groupement figuré mesure $15\frac{1}{2}\mu$ sur $7\frac{1}{2}\mu$. La fine membrane entourant ces faisceaux représente l'extérieur du phagocyte hôte qui leur sert d'enveloppe. La coloration *in toto* met en évi-

dence le noyau du phagocyte, généralement au centre de l'enroulement, parfois périphérique.

Mais quoique les vermicules soient bien mûrs, c'est-à-dire capables de poursuivre leur développement dans l'intestin du Homard, aucun kyste ni aucune enveloppe spéciale ne s'est formée comme chez *Nematopsis*. Au bout de plus de trois mois, à dater de l'infestation, aucun changement n'est survenu. La *Porospora* ne forme donc pas de spore à paroi résistante.

Le groupement hélicoïdal décrit est la seule forme régulière à laquelle

1. Dans une note préliminaire, HATT (1928) le sens d'enroulement est, par une simple confusion de mots, qualifié de « sénestre »; la figure jointe à cette note le montre bien tel qu'il est, c'est-à-dire dextre.

aboutit son évolution. Mais elle est loin d'être constante, et n'a rien d'obligatoire. Le nombre et la disposition des vermicules dans les phagocytes, varie dans une assez large mesure. La disposition en faisceau hélicoïdal semble être une sorte de forme d'équilibre qui se réalise avec une certaine facilité. Le sporozoïte a-t-il normalement la forme hélicoïdale ou la tendance à l'adopter, ou cet enroulement est-il une conséquence du groupement parallèle des individus dans un phagocyte ? Le sens apparemment toujours dextre de la torsion semble en faveur de la première alternative. La

figure xxviii montre en coupe une vue d'ensemble de la grande lacune branchiale d'un Troque ainsi infesté. Les

phagocytes-hôtes, souvent de belle taille, sont sains et pourvus de noyaux d'apparence normale. Dans certains cas, les lacunes sont si oblitérées par le développement du parasite que les pha-

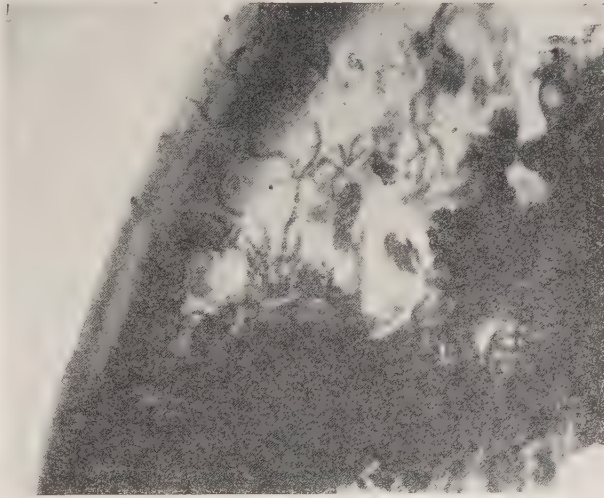


FIG. xxx. Microphotographie d'un frottis de sporozoïtes mûrs de *Porospora gigantea* provenant de la dilacération d'une lamelle branchiale de Troque.

gocytes-hôtes se trouvent serrés les uns contre les autres, et prennent l'aspect d'un tissu dense à cellules polygonales (fig. xxix).

La photographie xl donne également une idée de l'abondance de ces infestations. Un phagocyte bourré de vermicules doit être un édifice fragile. Aussi la dilacération de la branchie met-elle en liberté de nombreux sporozoïtes isolés. La photographie xxx montre un tel frottis avec des enroulements hélicoïdaux en partie défaits. Les sporozoïtes nus (fig. 16, pl. III) restent immobiles au contact de l'eau de mer et gardent leur torsion. Ils mesurent $17\ \mu$ et ont une extrémité plus effilée que l'autre, avec un noyau sub-central. Sur les coupes (fig. xxix), on voit que ce dernier a partout subi l'évolution décrite plus haut.

CHAPITRE IV

LA FERMETURE DU CYCLE PAR LA RÉINFESTATION DU CRUSTACÉ

1. — Les premiers stades de l'évolution de *Nematopsis Legeri* chez l'*Eriphia*.

La preuve que l'évolution chez les Mollusques est bien achevée par les stades décrits est fournie par la réinfestation, au moyen de ces derniers, du Crustacé qui a fourni les gymnosporos. Pour *Nematopsis Legeri*, il ne paraît pas surprenant que sa spore à paroi résistante soit un stade de repos et une forme de dissémination. L'infection de l'*Eriphia* avec ces spores (HATT 1927 *b*) n'est que la répétition des expériences par lesquelles LÉGER et DUBOSCQ (1913 *a* et *b*) ont, chez une autre espèce, montré pour la première fois le caractère dioïque des Porosporides et la vraie nature de la spore « nématopsidienne » des Lamellibranches, spore connue depuis longtemps, mais dont on ignorait la signification.

Pour éviter toute confusion entre les sporozoïtes absorbés pendant l'expérience et une infestation naturelle récente, toujours possible, les *Eriphia* sont maintenus pendant une quinzaine de jours en captivité et nourris exclusivement de poisson. Des *Nematopsis* jeunes, éventuellement présents dans leur intestin, auraient ainsi le temps de grandir et d'évoluer. Aux crabes ainsi purgés on donne à manger une bonne ration de branchies de Moules adultes (*Mytilus galloprovincialis*) qui sur la côte de Banyuls contiennent de nombreuses spores de *Nematopsis Legeri*, à l'exclusion de tout autre Porosporide. Les Crabes de ce lot sont sacrifiés à divers intervalles après le repas infectant et leur tube digestif étudié sur le vivant ou fixé.

Au bout de quelques heures de séjour dans l'estomac, les branchies sont presque entièrement liquéfiées, et les spores internes disséminées après digestion de leur enveloppe kystique et de l'épisporos. On observe à ce moment le déroulement du vermicule, qui devient actif à l'intérieur de sa coque, et on assiste à son éclosion. Celle-ci paraît assez pénible, le sporozoïte devant s'étirer progressivement pour sortir par l'étroit micropyle à l'une des extrémités de l'endospore (fig. 28, pl. III). Le noyau prend au moment de la constriction la forme en sablier. Normalement la sortie s'effectue avec l'extrémité renflée en avant; exceptionnellement, en sens inverse. Puis les sporozoïtes se meuvent librement dans le suc digestif

par le lent glissement caractéristique des Grégarines. Ils mesurent $30\ \mu$ de long, parfois davantage. Après avoir quitté l'estomac avec la masse alimentaire, ils s'arrêtent dans la partie antérieure de l'intestin moyen et se fixent sur l'épithélium où ils subissent l'évolution décrite par LÉGER et DUBOSCQ chez *Nematopsis portunidarum* (1913). Après leur fixation sur une cellule intestinale, ils se tassent, deviennent globuleux et prennent la forme en dôme (environ $15\ \mu$), puis s'accroissent rapidement. Les préparations de 4 à 5 jours montrent en abondance les stades suivants. Les sporozoïtes se sont ainsi transformés en jeunes céphalins de 19 à $23\ \mu$ de long (fig. 29, pl. IV), fixés à la cellule épithéliale par un court épimérite distinct. Une cloison fraîchement apparue sépare le protomérite du deutomérite, les deux, à cytoplasme finement granuleux. Dans le dernier, un beau noyau grégarinien contient un nucléole volumineux et une ou deux fines granulations. D'autres individus de ce type, devenus libres dans la lumière de l'intestin, représentent les sporadins (fig. 30, pl. IV).

L'accouplement est très précoce, car dès ce moment-là, on trouve dans la même zone de nombreuses syzygies de 40 à $44\ \mu$ (fig. 31, pl. IV) fixées à la paroi intestinale par l'épimérite du primite (hypercéphalins). A côté de celles-ci, subsistent quelques grands céphalins solitaires, ayant à eux seuls $35\ \mu$, c'est-à-dire presque la taille d'une syzygie entière (fig. 32, pl. IV). L'accouplement précoce n'est donc pas absolument constant et les individus qui n'y participent pas possèdent une taille exceptionnelle.

2. — Le début du développement de *Porospora gigantea* chez le Homard.

Malgré l'absence de toute enveloppe résistante, les sporozoïtes obtenus par élevage après l'infestation expérimentale du Troque sont bien le stade de maturité et la forme de dissémination de *Porospora*. Quand on fait absorber à un Homard un des jeunes Gastéropodes copieusement infestés de vermicules âgés de sept semaines, on trouve, quarante-huit heures plus tard, les stades en dôme ou en cloche, résultant de la fixation contre l'épithélium et de la métamorphose des sporozoïtes (fig. 17, pl. III). Par leur base large, ils sont intimement appliqués sur le plateau d'une cellule épithéliale comme au moyen d'une ventouse. D'abord rétrécie au-dessus de cette base de fixation, la jeune Grégarine s'évase en un

corps globuleux, presque sphérique, de $7\ \mu\ 1/2$ de haut. Au milieu d'un cytoplasme prenant bien l'hématoxyline, le noyau clair contient un volumineux nucléole sphérique. La région en contact avec l'épithélium est souvent de teinte plus claire et, dans un cas, montre un corpuscule sidérophile, au milieu d'un champ moins foncé (fig. XXXI). L'ensemble de l'animal a déjà subi un notable accroissement de volume.

Ce stade « en dôme » est très semblable à ceux décrits chez les *Nematopsis*. Il semble peut-être posséder une forme plus constante, caractérisée notamment par sa large base de fixation. Je n'ai pas revu dans mes préparations le stade encore monocystidé mais à bouton antérieur intracellulaire tel que le décrit LÉGER (1892).

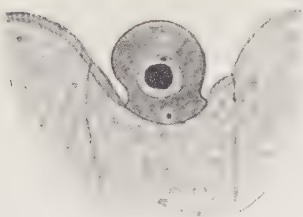


FIG. XXXI. Jeune céphalin « en dôme » de *Porospora gigantea*, dans l'intestin du Homard, 48 heures après l'infestation ($\times 1500$).

Quatre jours après l'infestation du Homard, les jeunes *Porospora* ont pris la forme classique de céphalins, avec leurs trois segments bien distincts, les deux principaux étant séparés par une cloison nette (fig. 18, pl. III). Leur cytoplasme contient quelques corpuscules sidérophiles plus nombreux chez certains gros individus. Leur dimension moyenne est de 30 à 40 μ , quelques-uns mesurent déjà 55 μ . A cause de la richesse de l'infestation, les Grégarines

sont fortement tassées dans certaines cryptes de l'épithélium, mais jamais accouplées. Toutes sont des céphalins isolés.

Cette première évolution des individus est entièrement conforme à celle des *Nematopsis*. Les céphalins de *Porospora* ne se distinguent de ces derniers que par des caractères de détail. Ce n'est donc que bien plus tard qu'a lieu l'effacement de la cloison proto-deutomérique. Ce qui distingue ce genre, c'est l'absence normale d'accouplement et la grande rapidité de son accroissement. Il sera intéressant de connaître certains stades antérieurs (24 heures) ainsi que la suite immédiate du développement, stades qui sont longs à obtenir puisqu'il faut d'abord élever au laboratoire, à partir des gymnosporos, les sporozoïtes jusqu'à leur maturité.

Chez les formes jeunes, il n'y a pas d'accouplement, de sorte que celui-ci n'a en tout cas pas lieu au stade où il forme la règle chez *Nematopsis*. En tenant compte des observations de LÉGER et DUBOSCQ, on peut prévoir qu'il ne fait pas davantage partie du cycle habituel par la suite. Les cas d'accouplements signalés par ces auteurs sont donc bien excep-

tionnels. L'accroissement chez le céphalin solitaire est très considérable, bien plus rapide que chez *Nematopsis*. Le vermicule de *Porospora* est plus petit que celui des *Nematopsis*; au stade en cloche la dimension est à peu près égale; enfin les céphalins de 4 jours ont fortement dépassé ceux des Grégarines de Crabe.

CHAPITRE V

QUELQUES REMARQUES SUR LE CYCLE PRIS DANS SON ENSEMBLE

1. — La sexualité.

L'EXISTENCE DES GAMÈTES DANS LA GYMNOspore. — Chez *Porospora* l'évolution a pu être suivie pas à pas après l'infestation expérimentale de jeunes Gastéropodes jusqu'à la réinfection du Homard. Le développement des *Nematopsis* chez les Mollusques n'a été obtenu au laboratoire que jusqu'au sporozoïte jeune. Mais les formes trouvées dans la nature (LÉGER et DUBOSCQ et ce travail) complètent d'une façon satisfaisante la série des stades jusqu'à la spore mûre. Le cycle des Porosporides, représentés ici par les deux espèces-types *Porospora gigantea* et *Nematopsis Legeri*, est donc à présent connu dans son ensemble.

Dans le Crustacé, les Porosporides ont le mode de vie et l'aspect habituels des Eugrégarines d'Arthropodes. D'après les observations concordantes de LÉGER et DUBOSCQ et de BEAUCHAMP, la division rapide et intense des noyaux qui a lieu après l'enkystement de l'adulte n'est suivie dans cet hôte d'aucune copulation, d'aucun échange karyogamique. C'est pourquoi cette multiplication nucléaire est d'abord considérée par les premiers auteurs (1909) comme une phase schizogonique. La gymnosporé qui en résulte n'est pas une véritable spore, puisqu'il lui manque toute enveloppe résistante, mais un simple bouquet radié de petits mérozoïtes ainsi groupés pendant le transport dans le second hôte. Elle joue donc le rôle d'une forme de dissémination. Sa structure et son mode de formation rappellent bien ceux des amas radiés des *Aggregata*, qui, dans ce genre, constituent également la forme de passage du Crustacé au Mollusque.

Le tronçon de cycle accompli par les Porosporides chez les Mollusques est la vraie sporogonie. C'est d'ailleurs une sporogonie sans divisions

métagames, d'où la nature monozoïque des spores auxquelles elle donne naissance. Elle possède son aspect typique chez *Nematopsis*, où elle aboutit à la formation d'une véritable spore à paroi résistante. A part l'absence d'enveloppes chez le sporozoïte de *Porospora*, les deux évolutions sont d'ailleurs identiques.



FIG. XXXII. Syzygie adulte de *Porospora nematopsis*; CHAMPY - HEIDENHAIN.

Malgré les réserves imposées par l'extrême petitesse des objets étudiés, il paraît fort probable que les premiers phénomènes, si constants dans la gymnosporie en évolution chez le Mollusque, représentent la copulation des gamètes. Dans l'interprétation adoptée, les mérozoïtes de la gymnosporie, une fois arrivés dans le Mollusque, deviennent rapidement des gamètes. Leur copulation serait une anisogamie se traduisant par la nature migratrice du gamète mâle et par sa constitution essentiellement nucléaire. Comme chez *Aggregata*, les mérozoïtes seraient donc des formes sexuées. La copulation ayant lieu à l'intérieur de la gymnosporie, celle-ci contient donc les gamètes des deux sexes.

JUSQU'OÙ REMONTE LA DIFFÉRENCIATION SEXUELLE ?

— Tous les mérozoïtes d'une gymnosporie descendent de la même Grégarine adulte. C'est évident chez *Porospora gigantea* où les Grégarines intestinales sont normalement solitaires pendant toute leur évolution. Et chez les *Nematopsis*, malgré leur association en chaînes, et sauf les cas de fusion encore mal connus et signalés plus loin, chaque individu se divise isolément. Chaque adulte produirait donc en fin de compte des gamètes des deux sexes. On pourrait donc considérer les Porosporides comme des Grégarines hermaphrodites. Comme les gamètes qui s'unissent à l'intérieur d'une gymnosporie proviennent du même individu, leur copulation représente une sorte d'automixie.

La différenciation sexuelle se ferait tard, pas avant les dernières divisions dans le kyste, puisque selon l'interprétation adoptée dans ce travail, chaque gymnosporie possède finalement les deux sortes de gamètes. Aucune observation sur la gymnosporie mûre ne permet jusqu'à présent de les distinguer les uns des autres.

L'ASSOCIATION DES ADULTES ET SES RAPPORTS AVEC LA SEXUALITÉ. — Si, dans une autre hypothèse, on fait néanmoins remonter la différen-

ciation sexuelle plus haut, et qu'on admette, par analogie avec les Grégarines monogénétiques, que les adultes sont sexués et ne donnent naissance, chacun, qu'à des gamètes de même sexe, cela implique l'existence de gymnosporos mâles et de gymnosporos femelles, et en outre, après l'infestation du Mollusque, une migration de gamètes d'une gymnospore à l'autre. Or les faits observés chez les Mollusques ne montrent rien de ce genre. Cette hypothèse nécessite en outre, l'infestation simultanée du même Mollusque par des gymnosporos provenant de deux adultes différents.

D'autre part, il faut rappeler qu'avec la méthode de MALLORY, LÉGER et DUBOSCQ n'ont pu mettre en évidence entre les individus d'une chaîne de *Nematopsis* (*N. portunidarum*) aucune différence cytoplasmique dans le genre de celle existant entre les deux conjoints sexués de *Nina gracilis*, par exemple. Il paraît indiqué d'appliquer aux *Nematopsis* les méthodes de coloration vitale et d'étude cytologique des graisses et lipoides qui donnent à JOYET-LAVERGNE (1925 a) des différences si nettes entre les primitives et satellites chez des Grégarines, dont l'accouplement en syzygie possède un caractère sexuel. Quelques essais, malheureusement trop rares, ont pu être faits sur *Porospora nephropis* dont les couples adultes sont, en général, formés de deux individus de taille sensiblement égale. L'imprégnation à l'acide osmique selon KOPSCH donne pour les deux animaux des cytoplasmes d'aspect identique avec des inclusions osmiophiles ayant la même taille et la même distribution. Le Champy-Heidenhain, en général, de même (fig. XXXII), sauf dans le cas représenté par la figure XXXIII, où les grains colorés du deutomérite sont concentrés en traînées dans le primitive, et à répartition homogène dans le satellite. Ce cas est l'exemple de la plus grande différence cytoplasmique trouvée entre les deux associés. Cette différence est faible, comparée à celle décrite par JOYET-LAVERGNE, chez différentes Grégarines monogénétiques. Le protomérite contient un appareil à disposition ramifiée ou feuilletée, concentrique. Sa structure rappelle l'appareil de Golgi. Les techniques employées ne suffisent pas pour donner de cette formation une interprétation com-



FIG. XXXIII. Syzygie adulte de *Porospora nephropis*; CHAMPY-HEIDENHAIN.

plète, mais elles montrent clairement qu'il n'y a pas non plus de différence cytoplasmique entre les protomérites des deux associés.

Contrairement à ce qui a lieu pour les Grégarines du *Tenebrio*¹, le bleu de méthylène et le bleu de crésyl donnent ici aux deux animaux de la syzygie la même teinte. Cependant la coloration ne se fait pas uniformément dans le couple, mais progresse d'abord d'avant en arrière dans le primitive, puis, plus lentement, d'arrière en avant dans le statellite. La figure XXXIV montre les stades successifs de ce processus. L'inégalité de coloration des associés est plutôt quantitative que qualitative. Elle pourrait s'expliquer par les conditions physiologiques différentes dans

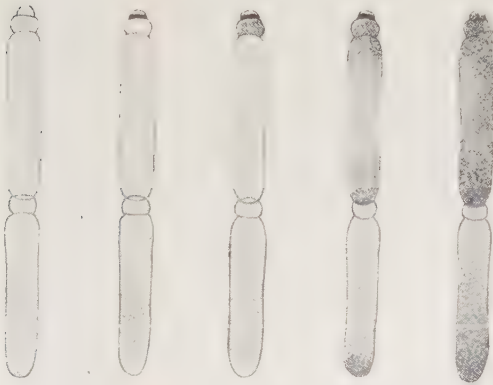


FIG. XXXIV. Syzygie de *Porospora nephropis* colorée sur le vivant au bleu de crésyl; stades successifs montrant les progrès de la coloration vitale.

lesquelles les deux animaux absorbent le colorant, l'un ayant l'épimérite libre et l'autre son extrémité antérieure en quelque sorte bouchée par le précédent. Dans l'ensemble, ces trop rapides observations ne semblent pas indiquer dans les syzygies des Porosporides de différences cytoplasmiques constantes pouvant s'interpréter comme une polarisation sexuelle nette.

Chez les *Nematopsis Legeri* de Banyuls, on trouve outre les associations classiques à deux ou trois, telles que les décrit DE BEAUCHAMP (fig. XXXV *a* et *c*) des chaînes plus complexes, simples ou bifurquées (fig. *d* à *g*). Non seulement les cloisons proto-deutoméritiques ont disparu, mais il semble même que celles séparant les individus arrivent parfois à s'effacer, d'où résultent des formes binucléées (fig. *d* et *e*), qui font penser aux *Cystobia* et autres Grégarines néogames (WOODCOCK 1906), ainsi qu'au *Ganymedes*.

HUXLEY (1910) décrit chez ce dernier parasite de Crustacés, des céphalins, des couples à dispositions normales et enfin de grosses formes binucléées qu'il attribue à l'accroissement et à la fusion cytoplasmique totale des deux associés du couple. La phase de croissance de la forme

1. Récemment P. REY (C. R. Soc. Biol. T. CVII) vient d'étudier les couples de ces espèces au moyen de méthodes colorimétriques précises. Il n'y trouve aucune différence de rH_2 entre les deux sexes.

binucléée est suivie de son enkystement. Le développement ultérieur des *Ganymedes* est inconnu, de sorte qu'il faut borner là une comparaison

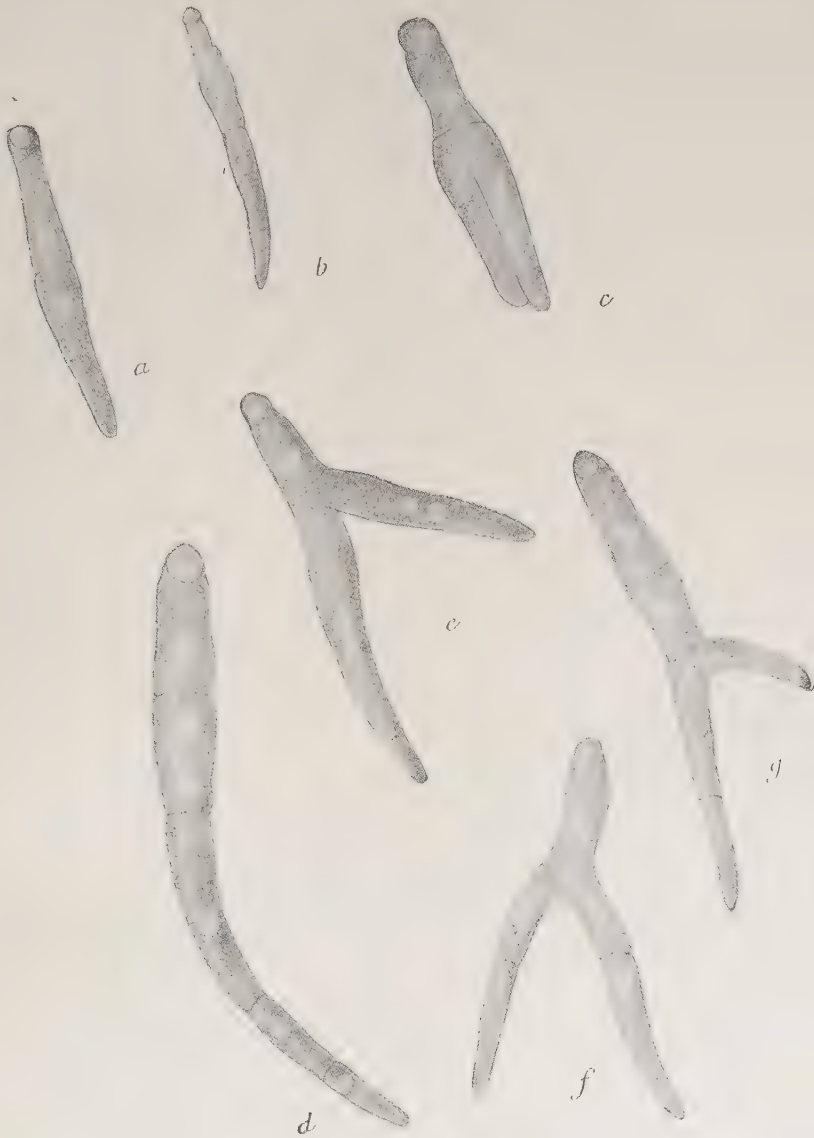


FIG. XXXV. Chaînes de *Nematopsis Legeri* trouvées dans des *Eriphia* méditerranéens; sur le vivant.

avec *Nematopsis Legeri*. Dans cette dernière espèce, la fusion cytoplasmique de deux associés successifs semble indiquer que la différence de constitution entre leurs cytoplasmes est faible ou inexistante. On peut en

tout cas admettre que la constitution cytoplasmique devient homogène après la disparition de la cloison. Lors de la division nucléaire dans le kyste, l'ensemble de ce cytoplasme commun se trouve apparemment peuplé par les descendants des deux noyaux initiaux. Si, à présent, on admet une influence de la constitution nucléaire sur le déterminisme du sexe, la répartition au hasard, dans toute la masse cytoplasmique, de deux catégories de noyaux d'origine différente pourrait expliquer la présence dans chaque gymnosporidie des gamètes des deux sexes. Mais pour cela, il faudrait d'abord que la fusion cytoplasmique ait toujours lieu. Or, chez les *Nematopsis*, elle paraît fortuite. Toute tentative d'explication de la différenciation sexuelle devra, en outre, tenir compte des *Porospora* du Homard où n'intervient aucun accouplement des adultes.

En résumé, l'association des sporadins en syzygie ne semble donc plus avoir chez les Porosporidies de signification sexuelle effective. On se souvient qu'elle connaît des exceptions chez les *Nematopsis Legeri* jeunes, qu'elle paraît s'étendre à la moitié des individus chez *Porospora nephropis*, et qu'elle est très rare chez *Porospora gigantea*. Chez cette dernière, les premiers stades décrits dans le Homard (chapitre IV) montrent que dès le début les jeunes trophozoïtes restent solitaires, à un moment où chez *Nematopsis* l'accouplement est presque général. Chez les trois espèces citées, l'aspect et la taille exceptionnelle des individus solitaires semble indiquer que l'absence d'attraction est en rapport avec une nutrition particulière.

Chez *Porospora gigantea*, où l'absence d'accouplement est la règle, les jeunes céphalins s'accroissent tous avec une grande rapidité. On pourrait admettre que cette absence d'accouplement a joué un rôle dans le déterminisme de la taille géante de cette espèce.

Cette inconstance de l'association, cette insuffisance de l'attraction, jointe au faible degré de différence cytoplasmique existant entre certains associés seulement, pourrait faire songer à une différenciation sexuelle très faible, inconstante et labile, régressant lors de l'enkystement, la vraie poussée de différenciation sexuelle n'ayant lieu qu'après l'arrivée chez le Mollusque. Ou, si l'on préfère, cette différenciation sexuelle dans un sens, peu prononcée, est réversible et n'empêche pas par la suite la Grégarine de réaliser les deux potentialités sexuelles qu'elle contient. Pour parler le langage des causes historiques, on dirait qu'il s'agit d'un vestige rudimentaire d'accouplement, celui-ci étant interrompu et reporté à plus tard par la fixation, dans le cycle, d'un changement d'hôte.

L'absence d'une différenciation sexuelle appréciable entre les partenaires de la plupart des couples examinés (fig. XXXII) pourrait même suggérer que la différenciation n'est pas la cause de l'accouplement. Lorsqu'elle existe (fig. XXXIII), on pourrait admettre par analogie avec les idées d'ENRIQUES (1908) sur l'hérisme, qu'elle n'en est qu'une conséquence, trop faible ici pour mener à une gamétogénèse.

Quoi qu'il en soit, dans l'état actuel de la question, il semble donc bien que l'interruption du cycle des Porosporides par le passage dans le second hôte, en reportant la copulation au début de l'évolution chez les Mollusques, ait abrégé et condensé toute la phase sexuelle. La vraie différenciation sexuelle ne remonte apparemment pas loin, et ainsi se trouve assurée la coexistence des deux types de gamètes dans la gymnosspore et leur transport simultané dans le même hôte.

2. — Les rapports entre le parasite et ses hôtes.

a) LES RÉACTIONS ENTRE HÔTE ET PARASITE

LA PHAGOCYTOSE A LA SURFACE DE LA BRANCHIE ET LES PREMIERS RAPPORTS ENTRE L'AMIBOCYTE ET SES PARASITES. — La sortie de phagocytes à la surface des branchies est le premier signe de réaction de l'hôte (fig. XIV et XV). Mais cette réaction n'est pas propre au cas des gymnosspores et se réalise dans différentes circonstances naturelles ou expérimentales (chap. II). On peut la considérer comme un mode particulier d'alimentation, ou aussi comme une réaction de défense contre l'infection bactérienne. Quoi qu'il en soit, la captation en surface paraît bien exister aussi pour d'autres corpuscules de la taille des gymnosspores. Mais elle est incomparablement plus prononcée pour ces dernières.

Plutôt que d'admettre que les amibocytes de Mollusques ont une affinité spéciale pour leur parasite, il paraît plus naturel d'y voir une réaction à une excitation partant de la gymnosspore, et produite par la fixation de cette dernière à la surface des cellules. [Ce serait donc cette faculté de la gymnosspore, jointe à une réaction plus générale de phagocytose, qui assurerait l'infestation par ces germes lesquels, autrement, seraient balayés de la surface de la branchie, comme cela paraît être le cas pour les stades non entièrement mûrs.

Une gymnosspore est englobée soit par un phagocyte isolé, soit par un groupe de ces éléments, et cette association : Grégarine-phagocyte se maintient jusqu'à la fin. Lorsque l'évolution se poursuit normalement,

aucun des deux partenaires de cette association parasitaire ne paraît souffrir de la présence de l'autre. La Grégarine accomplit son cycle sans difficulté, et le phagocyte garde tout d'abord un aspect très normal. Dans certains cas, comme à l'extrémité distale des filaments branchiaux

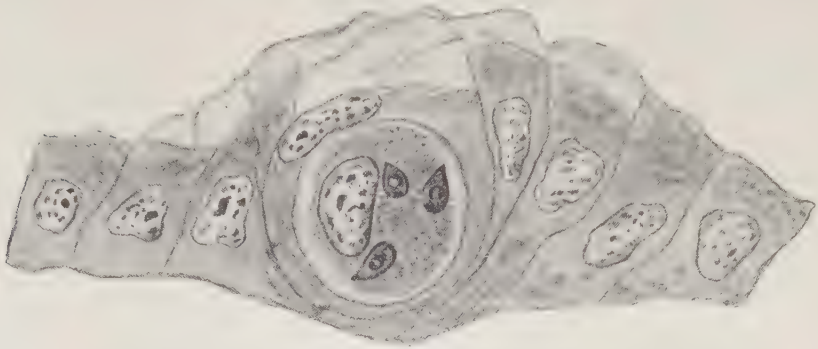


FIG. XXXVI. Branchie de Moule avec sporozoïtes de *Nematopsis* de 21 jours, dans l'épithélium; coupe ($\times 2700$).

de la Moule, les éléments contenant les gymnospires sont souvent serrés les uns contre les autres avec un aspect rappelant les plages de tissu épithélioïde formées par les cellules à Bactéries du Cyclostome (MERCIER 1913). Ailleurs les phagocytes sont libres dans les lacunes (fig. XX et 3, pl. III); et dans certains cas, leurs lames hyaloplasmiques déployées témoignent de leur état d'activité (fig. 3, pl. III).

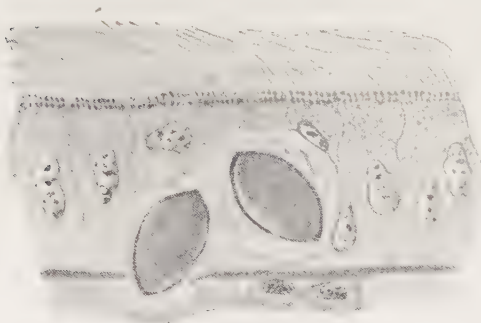


FIG. XXXVII. Spores de *Nematopsis Legeri* dans l'épithélium branchial d'un Troque; coupe ($\times 1500$).

LÉGER (1897) constate que le *Lithocystis* reste libre dans le sang des *Echinocardium* tant qu'il est à l'état actif et ne se trouve entouré par les phagocytes qu'au moment de son enkystement. Dans notre cas, la gymnospire est englobée à l'état de vie ralentie. Une fois accomplies les premières

transformations, interprétées comme phase sexuelle, les jeunes sporozoïtes entrent en vie active et s'accroissent considérablement par l'intermédiaire du métabolisme de leur cellule-hôte. Néanmoins, ils ne deviennent pas libres et restent jusqu'à la fin dans les phagocytes. Inversement ceux-ci gardent aussi leur intégrité (fig. XXVI, 21 et 23, pl. IV). Les restes de la gymnospire qui n'entrent pas en évolution sont digérés par eux, comme

en témoignent, à leur intérieur, des résidus de moins en moins reconnaissables.

LES RÉACTIONS DES PHAGOCYTES AU DÉVELOPPEMENT DES SPOROZOÏTES DE *Nematopsis*.

— Jusque-là, il règne donc un équilibre entre les deux associés, qui sont bien adaptés l'un à l'autre. Cet état de choses se modifie bientôt chez *Nematopsis*. La masse kystique granuleuse qui se développe autour du parasite en voie de maturation,



FIG. XXXVIII. Masse plasmodiale de la lacune circulatoire du Troque avec sporozoïtes de *Porospora* de 17 jours; coupe ($\times 2700$).

semble due à la transformation des phago-

cytes, tandis qu'à son intérieur les enveloppes de la spore paraissent résulter de l'activité du vermicule lui-même. A une période moins avancée, on constate parfois que les sporozoïtes sont contenus dans une première cellule plus ou moins dégénérée, elle-même incluse à l'intérieur d'un phagocyte (fig. 23, pl. IV et xxxvi). De tels cas sont également signalés par LÉGER et DUBOSCQ (1925). Le premier phagocyte est lui-même devenu la proie d'un macrophage, peut-être à la suite d'un début de dégénérescence. Ce phénomène pourrait mener à la constitution du kyste, qui paraît déjà indiqué par la masse presque sphérique à paroi régulière incluse dans des tels éléments (fig. 24, pl. IV). Lorsque dans certains cas le phagocyte s'arrête et

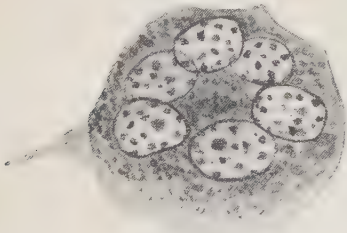


FIG. XXXIX. Masse plasmodiale formée dans la même branchie que celle de la figure xxxviii, mais sans sporozoïtes ($\times 2700$).

devient sessile dans l'épithélium, le même processus a lieu et peut mener malgré cette localisation exceptionnelle jusqu'à la constitution de spores normales (fig. xxxvi et xxxvii). L'arrêt dans l'épithélium branchial d'amibocytes venant de la profondeur chargés de produits de phagocytose semble également suivi, chez l'Anodonte, de la dégénérescence sur place de l'élément migrateur (DUBUISSON et VAN HEUVERSWEYN (1931).

LES RAPPORTS DES PHAGOCYTES AVEC LES *Porospora*. — Dans le cas des *Porospora* qui se développent à l'intérieur de Troques, les rapports du début entre sporozoïte et phagocyte se conservent jusqu'à la fin sans changement notable au détriment de la cellule-hôte. Il ne semble pas y avoir de phagocytes englobés secondairement par d'autres, mais simplement des éléments équivalents associés autour des sporozoïtes. Chez certains de ces Gastéropodes, l'infection forte par les *Porospora* provoque dans les lacunes branchiales la naissance d'amas plasmodiaux de phago-

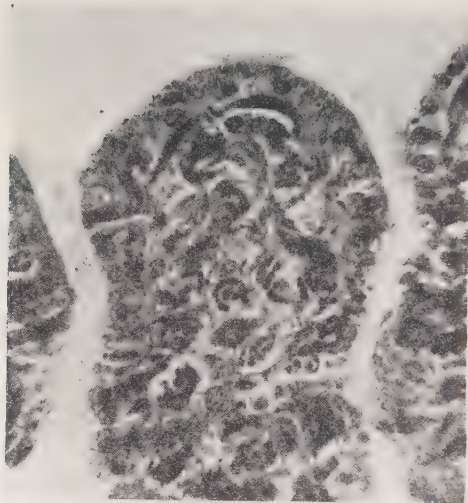


FIG. XL. Microphotographie d'une coupe de lamelle branchiale de Troque infesté expérimentalement par *Porospora gigantea*; sporozoïtes mûrs dans les phagocytes.

cytes lobés plus ou moins découpés en flots, et dont certaines parties détachées atteignant jusqu'à $30\ \mu$ de long, nagent librement dans le sang (fig. XXXVIII et XXXIX). Le cytoplasme commun, à bord régulier, est basophile et contient de fortes granulations, qui représentent sans doute des reliquats phagocytaires. Les nombreux noyaux sont surtout périphériques, alors qu'au centre les sporozoïtes conservent plus ou moins leur disposition radiée, pointe en dehors. Ces circonstances, jointes à l'absence de mitoses caractéristiques, permettent d'interpréter

ces formes comme des plasmodies de fusion plutôt que comme des cellules géantes résultant de multiplication nucléaire. Ces formations rappellent bien celles obtenues par KEDROWSKY (1925) et ZAWARZIN (1926) dans l'inflammation aseptique chez l'Anodonte après introduction d'un corps étranger dans le tissu conjonctif.

Les phagocytes subsphériques de Troque nageant isolés dans les lacunes mesurent environ $8\ \mu$ de diamètre. Il semble qu'au cours du développement des sporozoïtes à leur intérieur, leur taille augmente, comme si leur nutrition s'en trouvait favorisée. Leur forme, ainsi qu'on l'a vu, finit par se mouler sur le groupe de vermicules qu'ils contiennent (fig. 15, pl. III). Ils atteignent ainsi $7,5\ \mu$ sur $15,5\ \mu$. Au cours de cette évolution, ils semblent rester florissants (fig. 14, XXIX et XXVIII), sont

donc capables de satisfaire aux besoins du parasite. Il semble y avoir, du moins au début, plus qu'une simple distension, mais une croissance active, rappelant entre autres et en moins fort, celle des œnocytes de *Corethra* devenant géantes par l'action des *Telohannia* (SCHUBERG et RODRIGUEZ 1915). Si à la fin, les sporozoïtes peuvent être libérés, cela semble dû à une destruction mécanique de la cellule-hôte plutôt qu'à une véritable dégénérescence.

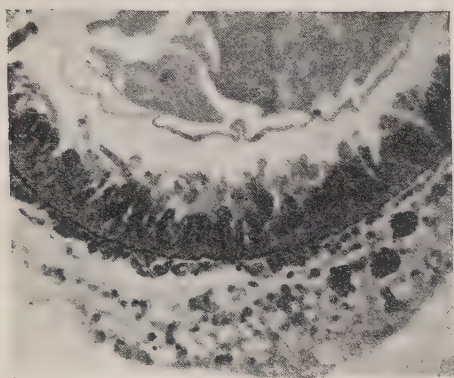


FIG. XLI. Microphotographie d'une coupe d'intestin d'*Eriphia*, 4 à 5 jours après l'infestation expérimentale avec *Nematopsis Legeri*; faible gross.

LES EFFETS D'UNE INFESTATION MASSIVE SUR LE TROQUE ET SUR L'*Eriphia*. — Si les phagocytes des Troques supportent bien

la présence à leur intérieur des *Porospora*, l'infestation massive telle qu'on le réalise au laboratoire est loin d'être inoffensive pour l'animal dans son

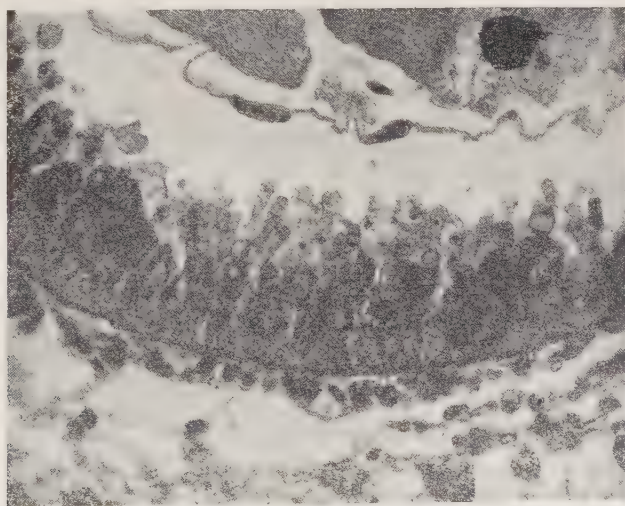


FIG. XLII. Microphotographie d'une coupe d'intestin d'*Eriphia*, 4 à 5 jours après l'infestation expérimentale avec *Nematopsis Legeri*; fort gross.

ensemble. Au bout d'un certain temps, les lacunes branchiales sont distendues et les lamelles se trouvent raccourcies et déformées. Peu de jours après l'absorption des gymnosporos, les jeunes Gastéropodes surinfestés

cessent de se promener dans leur aquarium et se tiennent immobiles entr'ouvrant simplement leur opercule. On est obligé de les toucher pour s'assurer, à leur réaction, qu'ils sont bien vivants. Pendant que s'accomplit à leur intérieur l'évolution des sporozoïtes, ils peuvent ainsi subsister dans l'eau courante pendant des semaines et des mois. Les figures XXVIII et XXIX et la photographie XL donnent une idée du nombre des sporozoïtes accumulés dans les branchies qui en sont complètement bourrées, ce qui explique sans peine les troubles provoqués chez le Mollusque.

Inversement l'infestation expérimentale massive des *Eriphia* avec des spores de *Nematopsis Legeri* n'est pas sans inconvénient pour les crabes. Les céphalins piqués en rangs serrés sur l'épithélium (photographies XLI et XLII) endommagent ce dernier et le désorganisent. Pendant cette crise, les crabes perdent leur appétit.

b) LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

LA CORRESPONDANCE ENTRE LA SPORE ET L'ADULTE CHEZ *Nematopsis Legeri*. RÉPARTITION DE LA SPORE DANS LE GROUPE DES MOLLUSQUES ET SA DISTRIBUTION TOPOGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — La connaissance de la répartition dans la nature, l'établissement de la systématique et les expériences d'infestation comparée et d'élevage au laboratoire sont suffisamment avancées pour permettre d'aborder, chez certaines espèces, le problème de la spécificité parasitaire.

Il est utile de rappeler tout d'abord que la différence importante mise en évidence dans leur cycle conduit à répartir les espèces des Porosporides en deux genres distincts (HATT 1928) : les *Porospora*, dépourvues de spores et les *Nematopsis*, formant au contraire des spores monozoïques à paroi résistante. Ces spores ont un aspect géométrique parfaitement constant. Leur forme et leurs dimensions, la nature des enveloppes, l'aspect du vermicule et son mode d'enroulement les caractérisent nettement et permettent de distinguer avec facilité les différentes espèces de *Nematopsis* des Mollusques. LÉGER et DUBOSCQ ont pu rapporter l'une d'entre elles à l'adulte correspondant chez le Crustacé. Ils constatent la spore de *Nematopsis portunidarum* (l'ancien *Nematopsis Schneideri*) dans de nombreuses espèces de Lamellibranches appartenant aux genres *Ostrea*, *Mytilus*, *Cardium*, *Tapes*, *Solen* et à d'autres encore. La coexistence étroite, dans des étangs et embouchures de rivières à salure très variable, de *Cardium* et de Scrobiculaires richement infestés de cette spore avec des *Carcinus mænas* comme seuls Crustacés leur fait prévoir que la Gré-

garine de ce crabe et les spores des Mollusques appartiennent au même cycle. Les expériences d'infestation répétées de LÉGER et DUBOSCQ démontrent l'exactitude de cette induction.

Un raisonnement analogue conduit à démontrer que la spore connue sous le nom de *Porospora galloprovincialis* Léger fait partie du cycle de la Grégarine de l'*Eriphia*. C'est le *Nematopsis Legeri* étudié dans ce travail. Les spores découvertes dans *Mytilus galloprovincialis* (LÉGER 1905) ont été retrouvées ensuite dans d'autres Lamellibranches, dans des Gastéropodes Prosobranches et même chez les Chitons (HATT 1927 b, 1927 d). Voici la liste des espèces trouvées infectées de cette spore :

LAMELLIBRANCHES :

Myt. galloprovincialis LAM.
Myt. minimus POLI
Lasea rubra MONTAGU
Cardita calyculata L.

AMPHINEURES :

Chiton caprearum SACCHI

GASTÉROPODES :

Trochocochlea turbinata BORN.
T. articulata LAM.
T. mutabilis PHILIPPI
Phorcus Richardi PAYRAUDEAU
Gibbula divaricata L.
G. rarilineata MICHAUD
G. Adansoni PAYRAUDEAU
Pisania maculosa LAM.
Cerithium rupestre RISSO
Columbella rustica L.
Conus mediterraneus BRUG.

Toutes ces espèces méditerranéennes sont des habitants des falaises rocheuses, vivant au même niveau littoral, horizon peu profond, qui affleure la surface. Le Crabe classique et commun de cet horizon est précisément *Eriphia spinifrons* HERBST, hôte de *Nematopsis Legeri* adulte. Les Crabes des horizons supérieur et inférieur, *Pachygrapsus marmoratus* et *Pilumnus Hirtellus*, ne contiennent que des Grégarines monogénétiques du type *Cephaloidophora*. Quand le faciès rocheux fait place au faciès sableux et vaseux, cette association est remplacée par celle signalée par LÉGER et DUBOSCQ. Ainsi sur la côte du Roussillon, les falaises de Banyuls portent en abondance les Moules, Troques et autres Mollusques infectés et l'*Eriphia*, hébergeant, alternativement, le cycle de *Nematopsis Legeri*, alors que l'étang de Salses contient, dans les *Cardium* et *Carcinus*, les *Nematopsis portunidarum*. La même différence existe sur l'autre rivage de la Méditerranée, entre les rochers de Carthage, où les Troques et Chitons sont abondamment infestés de *Nematopsis Legeri*, et le lac de Tunis, où pullulent les *Cardium*, contenant l'autre *Nematopsis*.

Dans la Méditerranée, la spore dont il est question existe donc chez les Mollusques aux mêmes endroits que l'*Eriphia*. Elle l'accompagne dans sa répartition horizontale (faciès rocheux) aussi bien que dans le sens vertical (zone littorale). Cette association topographique s'étend aussi à toute la répartition géographique de l'*Eriphia*. Ce dernier remonte jusque vers la côte sud de Bretagne. Or, les Mollusques de la côte basque, où il est fréquent, sont bien infestés de la spore caractéristique. A Concarneau, l'*Eriphia* était inconnu jusqu'au printemps 1930, où un exemplaire unique a été pris au large. Plus au Nord, il fait entièrement défaut. Or, à Concarneau comme à Roscoff, les Mollusques examinés ne contiennent pas la spore qui nous intéresse, mais uniquement celle qui correspond à la Grégarine du *Carcinus maenas*.

L'expérience d'infestation confirme entièrement l'attribution de notre spore au Nematopsis de l'*Eriphia*. Ainsi qu'on l'a vu plus haut, elle se développe très bien dans ce Crabe, alors que, suivant une observation plus ancienne (LÉGER et DUBOSCQ 1913 b), la spore plus globuleuse du *Cardium* des étangs (*N. Portunidarum*) périt dans son intestin sans pouvoir se fixer. La spore élancée, à grand sporozoïte, étudiée ici, est exactement la même dans les Lamellibranches, Gastéropodes et Chitons, et forme bien une seule espèce. Aussi l'infestation de l'*Eriphia* avec des branchies de Troques donne-t-elle le même résultat qu'avec des branchies de Moules. L'ancienne *Porospora galloprovincialis* LÉGER est donc bien la spore de *Nematopsis Legeri*.

LA SPÉCIFICITÉ DE *Nematopsis Legeri* CHEZ LES MOLLUSQUES. — L'énumération des hôtes qui hébergent cette spore montre que cette espèce possède chez les Mollusques une répartition très vaste, s'étendant aux représentants de trois classes différentes. La spécificité de la forme sporogonique est donc faible. Il ne fait aucun doute que des recherches plus détaillées allongeraient encore considérablement la liste des seconds hôtes parmi les Lamellibranches, les Gastéropodes prosobranches et les Chitons.

La répartition du parasite au sein de ces trois groupes paraît d'abord conditionnée par la possibilité en quelque sorte technique de l'infestation naturelle, qui nécessite la présence de gymnosporos dans le milieu, l'existence d'un courant palléal suffisant, filtré par la branchie, et celle d'un mécanisme tel que la phagocytose, assurant le passage rapide des germes dans le sang de la branchie. Ce n'est qu'ensuite que peut se manifester la spécificité dans un sens plus étroit, qui résulte du degré de

compatibilité du milieu intérieur de l'hôte et de ses réactions avec la vie et le développement du parasite.

Cette spécificité au sens étroit paraît être très étendue comme en témoigne la présence de spores mûres dans les trois classes de Mollusques. Si certains Lamellibranches, si d'autres représentants des Gastéropodes, ne sont pas infestés, cela doit être dû surtout à la non-réalisation des conditions du premier degré. Ainsi le petit bivalve *Lasea rubra*, qui vit par milliers le long de la falaise, dans la zone à *Nematopsis*, est rarement porteur de spores. C'est sans doute parce que tous les individus sont murés dans les cavités des trottoirs d'algues calcaires, de sorte qu'ils ne reçoivent pas de gymnosporos. Après de nombreux examens, des spores ont été trouvées dans un petit groupe d'individus, fixé contrairement aux autres à l'extérieur et librement exposé au flot. Le petit Gastéropode *Littorina neritoides* L., qui vit au-dessus du niveau de la mer, n'est pas infecté, de même toutes les Patelles examinées jusqu'ici. Un essai d'infestation expérimentale sur cette dernière espèce a avorté, peut-être à cause de mauvaises conditions de captation des gymnosporos.

Des essais analogues sur des représentants de groupes encore plus éloignés, tels que de jeunes Doridiens, ou même un petit Céphalopode (*Eledone*) restent sans résultat. Il en est de même après l'injection d'une suspension de gymnosporos dans un sinus circulatoire de Poulpes, injection qui devait assurer la pénétration des germes dans le sang et suppléer ainsi à l'absence éventuelle d'une captation par les phagocytes. Ces derniers essais sont insuffisants pour permettre une conclusion ferme quand à la spécificité. La répartition naturelle chez les Mollusques suffit en tout cas pour affirmer que pendant la phase sporogonique elle est faible.

Dans le cas des *Nematopsis*, les Mollusques ne paraissent pas acquérir d'immunité au courant de leur existence, car les individus âgés sont généralement les plus infestés.

LA SPÉCIFICITÉ DE *Porospora gigantea* CHEZ LES MOLLUSQUES. INFESTATION DE *Mytilus*. — En ce qui concerne *Porospora gigantea*, les documents sur la spécificité de sa sporogonie chez les Mollusques sont uniquement d'origine expérimentale. Les sporozoïtes mûrs n'ont jamais été signalés dans la nature. On comprend que l'absence de toute enveloppe réfringente et de forme géométrique leur permette d'échapper à l'observation.

L'infestation de Lamellibranches variés avec la gymnosporos de cette

espèce réussit aussi bien que celle des Gastéropodes. Mais son évolution n'a été obtenue en entier que dans ce dernier groupe. Alors que l'infestation des Troques donne toujours un développement facile et abondant, elle semble s'effectuer chez les nombreuses Moules infectées expérimentalement dans des conditions défavorables. LÉGER et DUBOSCQ (1925) n'obtiennent aucun développement chez la Telline, et admettent également que celle-ci n'est pas l'hôte qu'il faut à cette espèce. Chez *Mytilus*, le début de l'évolution paraît normal, puis on constate un retard sur les Troques traités le même jour, et enfin un arrêt. Dans le cas le plus favorable, quelques parasites atteignent le stade de sporozoïtes moyens.



FIG. XLIII. *Mytilus minimus* à branchies atrophiées; trois semaines après l'infestation expérimentale par *Porospora gigantea*; i, branchie interne; e, branchie externe.

Certains d'entre eux ont d'ailleurs un appareil nucléaire anormal. Les Moules ainsi infestées ont, au bout de trois semaines, des branchies en mauvais état, parfois très atrophiées (fig. XLIII). Leurs lames, surtout l'externe (e), sont considérablement réduites en hauteur. Les filaments, très raccourcis, sont recroquevillés et distendus. La lame externe (e), n'est plus représentée que par une série de bourgeons déformés. La

lacune, agrandie, est bourrée de gros éléments arrondis contenant des reliquats phagocytaires, entre lesquels on reconnaît de très jeunes sporozoïtes, ou encore des gymnosporos en mauvais état. De nombreux phagocytes actifs déploient leurs lames hyalines; ils sont sans doute les auteurs de cette destruction rapide des organes. Ces phénomènes témoignent d'une réaction intense de l'hôte, qui s'accompagne d'un arrêt du développement du parasite. Une dégénérescence et une atrophie analogue de la branchie s'observent après un séjour trop prolongé dans l'encre de Chine.

D'après ces données expérimentales, il semble donc que la spécificité de *Porospora gigantea* chez les Mollusques est plus étroite que celle de *Nematopsis Legeri*. Jusqu'ici, ses seuls hôtes favorables sont des Gastéropodes, ceux-ci étant d'ailleurs choisis au hasard (jeunes Troques).

LA SPÉCIFICITÉ CHEZ LES CRUSTACÉS. — Un coup d'œil jeté à présent sur les Porosporides adultes des Crustacés révèle une spécificité bien plus étroite de la phase végétative. *Nematopsisportunidarum* n'existe dans

la nature que chez *Carcinus maenas*, son hôte ordinaire. LÉGER et DUBOSCQ obtiennent, en outre, son développement chez les *Portunus*. Ils constatent que la spore s'ouvre également dans l'*Eriphia*, le *Pachygrapsus* et bien d'autres Crustacés, mais que dans les deux espèces citées, le vermicule éclos périt dans le tube digestif sans pouvoir y évoluer.

Les espèces étudiées dans ce travail donnent des résultats analogues. *Nematopsis Legeri* n'existe que dans l'*Eriphia*. La déhiscence de la spore et l'éclosion du vermicule n'ont rien de spécifique, puisqu'elles s'effectuent indifféremment chez les Crustacés les plus variés (*Eriphia*, Homard, *Carcinus*, *Pachygrapsus*, *Pilumnus*, *Portunus*, *Eupagurus*, *Anapagurus*, *Clibanarius*, *Palaemon*). Mais le vermicule ne se fixe et n'évolue que chez l'*Eriphia*. Des Homards, *Carcinus*, *Pachygrapsus*, *Pilumnus*, *Portunus*, nourris abondamment de spores, ne contiennent dans leur tube digestif aucun sporozoïte fixé, sont donc réfractaires à l'infestation.

Porospora gigantea n'est connue que dans le Homard. Ses sporozoïtes mûrs, obtenus par élevage de laboratoire, sont un matériel précieux, de sorte que les essais pour infester à partir d'eux d'autres Crustacés ne sont pas encore nombreux. Les autres Porosporides adultes connues sont également liées dans la Nature à une seule espèce de Crustacé.

En résumé, l'étude de la répartition dans la Nature et les expériences d'infestation comparée mènent à des résultats concordants : la phase adulte ou végétative des Porosporides chez les Crustacés est assez étroitement spécifique, alors que la sporogonie chez les Mollusques l'est très peu.

FORMES ANALOGUES DANS D'AUTRES EMBRANCHEMENTS : LES SPORES MONOZOÏQUES DES ANNÉLIDES. — Il reste à dire un mot qui a trait à la répartition de l'ensemble des Porosporides. Jusqu'à présent les trophozoïtes adultes, caractérisés par la formation de gymnosporides, ne sont connus que chez des Crustacés Décapodes. Par contre, LÉGER et DUBOSCQ et MESNIL signalent des spores monozoïques, rappelant beaucoup celles des *Nematopsis*, chez les Annélides Polychaetes.

Les figures XLIV *a* et *b* représentent les spores des *Polyophthalmus pictus*, que j'ai eu l'occasion de revoir au bord de la Méditerranée. Elles sont isolées dans le tissu de l'Annélide. Par leur forme ovoïde, leurs deux enveloppes et leur vermicule replié sur lui-même, elles rappellent en effet de façon frappante les *Nematopsis*. Je signale en passant quelques autres stades trouvés dans le Polyophthalme et qui font peut-être partie du même cycle que ses spores monozoïques. Ce sont d'abord des vermicules

libres de 14 à 18 μ . (fig. XLIV c) à deux extrémités dissemblables et glissant dans les tissus de l'hôte par un lent mouvement grégarinien. Puis une

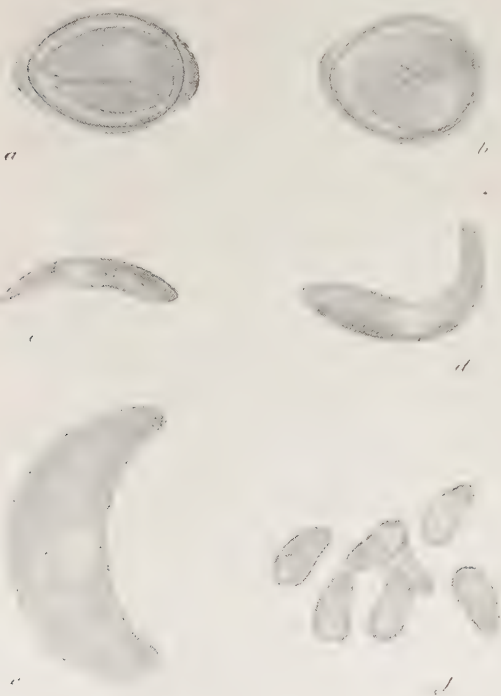


FIG. XLIV. Stades de Sporozoaires parasites de *Polyophthalmus pictus*.

forme analogue, plus grande (22 μ) libre et immobile dans le tissu (fig. XLIV d). C'est cette dernière qui par ses dimensions correspondrait le mieux au vermicule de la spore. Toutefois une autre forme, plus contractée (fig. XLIV e) dépasse déjà la taille de celle-ci. Enfin un de ces Polyophthalmes était porteur d'un grand nombre de petits stades faiblement arqués (fig. XLIV f) de 6,5 μ , réunis dans la musculature du ver en un amas de 75 μ à limite nette, mais sans enveloppe kystique visible. A l'heure actuelle, l'interprétation de ces formes n'est pas encore possible. Il faut donc laisser ouverte la

question de l'existence de *Nematopsis* chez les Annélides.

Quant au *Nematopsis temporariae* (NÖLLER 1920), il est peu probable qu'il appartienne au groupe des Porosporides.

3. — Vue d'ensemble du Cycle.

L'hôte fondamental, primitif des Porosporides, est sans doute le Crustacé, auquel le parasite est étroitement adapté. Le passage dans l'hôte intermédiaire est vraisemblablement une acquisition secondaire plus récente. Ce changement d'hôte coupe le cycle au moment de la gamétogénèse, et on peut lui attribuer le retardement de la différenciation sexuelle et l'effacement ou la dénaturation de l'accouplement des trophozoïtes.

Le second changement d'hôte interrompt le cycle en plein développe-

ment de la jeune Grégarine. Celle-ci atteint à un moment donné, chez le Mollusque, un état d'équilibre, qui lui impose une limitation de sa taille, et dans lequel elle peut en apparence, persister indéfiniment. L'entrée dans cette phase se traduit, notamment dans *Porospora gigantea*, par une transformation de la morphologie du noyau (chapitre III). La reprise de l'accroissement ne peut se faire que chez le Crustacé. L'arrivée dans le suc digestif de celui-ci réveille le vermicule et le mobilise. Sa nouvelle activité est inaugurée par une métamorphose (chapitre IV) pendant laquelle le noyau reprend définitivement son aspect grégarien. En somme, le jeune trophozoïte et le sporozoïte mûr sont le même individu soumis à des conditions différentes.

Aux dimensions assez fixes de la spore et du sporozoïte semble s'opposer la grandeur variable des individus en voie d'enkystement. Des couples actifs, d'apparence quelconque de *Porospora nephropis*, recueillis dans l'intestin, se fixent et s'enkystent même *in vitro*, dans un verre de montre d'eau de mer bien pure, comme si l'enkystement était une réaction à l'arrivée dans de nouvelles conditions, peut-être dans un milieu plus oxygéné. Leur évolution n'a pas été suivie en détail.

Les deux changements d'hôte se font à des endroits assez quelconques du cycle et ne correspondent pas avec une coupure naturelle donnée par la phase sexuelle.

Le manque de spore chez *Porospora gigantea*, qui rappelle à cet égard les Hémosporidies ou certaines Coccidies dioïques (*Haemogregarina*, *Lankesterella*), paraît résulter d'une adaptation plus parfaite au parasitisme. La transformation kystique [fait également défaut. Il y aurait absence de lutte et de réactions de défense entre sporozoïte et phagocyte. Ou encore, le changement d'hôte serait plus assuré et ne nécessiterait jamais de séjour du sporozoïte à l'extérieur. L'évolution de *Porospora gigantea* dans d'autres hôtes que les Troques fournit-elle des spores ?

Quoi qu'il en soit, l'absence de cette forme de résistance ainsi que le manque presque constant d'accouplement des trophozoïtes semble désigner, par comparaison avec les *Nematopsis*, *Porospora gigantea* comme une Grégarine, à cycle mieux adapté, plus épuré ; comme un parasite plus évolué, si l'on admet que le parasitisme prolongé de l'espèce ait agi sur elle dans le sens d'une simplification, d'une certaine dégradation.

Ces considérations semblent corroborées par l'Anatomie comparée et la Paléontologie qui attribuent aux Macroures, hôtes des *Porospora*, une ancienneté phylogénique plus grande qu'aux Crabes, hôtes des *Nematopsis*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1910. BEAUCHAMP (P. de). Sur une Grégarine nouvelle du genre *Porospora*. (*C. R. Ac. Sc. T. CLI.*)
1869. BENEDEN (E. van). Sur une nouvelle espèce de Gregarina désignée sous le nom de *Gregarina gigantea*. (*Bull. Ac. Roy. Belg. Sér. 2. T. XXVIII.*)
1871. — Recherches sur l'évolution des Grégarines. (*Bull. Ac. Roy. Belg. Sér. 2. T. XXXI.*)
- 1872 a. — Remarks on the Structure of the Gregarines. (*Quart. Journ. of. micr. sc. N. S. XII.*)
- 1872 b. — Sur la structure des Grégarines. (*Bull. Ac. Roy. Belg. T. XXXIII.*)
1902. BERNDT (A.). Beitrag zur Kenntnis der im Darm der Larve von *Tenebrio molitor* lebenden Gregarinen. (*Arch. Prot. Bd. I.*)
1922. BETANCÉS. Les cellules du sang de quelques Lamellibranches. (*Arch. Anat. Micr. T. XVIII.*)
1877. BONNET (R.). Bau und Cirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. (*Morph. Jahrb. Bd. III.*)
1896. BRUYNE (C. de). Contribution à l'étude de la phagocytose. (*Arch. de Biol. T. XIV.*)
1924. CANEGALLO. I Leucociti, l'intestino e le branchie nell' alimentazione delle *Unio*. (*Rivista Biol. Roma T. VI.*)
1896. CANTACUZÈNE (J.). La phagocytose dans le règne animal. (*Année Biol. T. II.*)
1923. — Le problème de l'immunité chez les Invertébrés. (Communication faite à la célébration du 75^e anniversaire de la fondation de la Soc. Biol.)
1896. CARAZZI (D.). Contributio all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. I. Ricerche sulle Ostriche verdi. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.*)
1895. — Fagocytosi e diapedesi nei Lamellibranchi. (*Monit. Zool. Ital. VI.*)
1924. CARTER (G.-S.). On the Structure and Movements of the Laterofrontal Cilia of the Gill of *Mytilus*. (*Proc. Roy. Soc. Vol. XCVI.*)
1889. CATTANEO (G.). Sulla morfologia delle cellule ameboidi dei Molluschi e Arthropodi. (*Boll. Scient. Pavia.*)
1900. CAULLERY et MESNIL. Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. (*Arch. Anat. Micr. T. III.*)
1787. CAVOLINI (F.). Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi. (Napoli.)
1910. CHATTON (E.). Le kyste de GILRUTH dans la muqueuse stomacale des Ovidés. (*Arch. Zool. exp. [5]. T. V; N. et R.*)
1923. — Technique de double inclusion à l'agar et à la paraffine pour Microtomie, avec orientation ou en masse, d'objets très petits. (*C. R. Soc. Biol. T. XXXVIII.*)
1915. CHURCHILL (E.-P.). The Absorption of Fat by Freshwater Mussels. (*Biol. Bull. Vol. XXIX.*)
1916. — The Absorption of Nutriments from Solution by Freshwater Mussels. (*Journ. Exp. Zool. Vol. XXI.*)
1893. COUPIN (H.). Elimination des matières étrangères chez les Acéphales et en particulier chez les Pholades. (*C. R. Ac. Sc. T. CXVII.*)
- 1900 a. CUÉNOT (L.). L'excrétion chez les Mollusques. (*Arch. Biol. T. XVI.*)

- 1900 *b.* — Recherches sur l'évolution et la conjugaison chez les Grégarines. (*Arch. Biol. T. XVII.*)
1914. — Les organes phagocytaires des Mollusques. (*Arch. Zool. exp. T. LIV.*)
1914. DOBELL (C.). Le cycle évolutif de l'*Aggregata*. (*Bull. Inst. Océanogr. N° 283.*)
1910. DREW (G.-H.) et CANTAB (B.-A.). Some Points in the Physiology of Lamelli-branch Blood Corpuscles. (*Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. LIV.*)
1918. DUBOSCQ (O.). *Selysina perforans* DUB. Description des stades connus du Sporozoaire de *Stolonica*. (*Arch. Zool. exp. T. LVIII.*)
1923. DUBOSCQ (O.) et HARANT (H.). Sur les Sporozoaires des Tuniciers. (*C. R. Ac. sc. T. CLXXVII.*)
1931. DUBUISSON (M.) et van HEUVERSWYN (J.). Recherches histologiques et chimiques sur les branchies d'*Anodonta cygnaea* L. (*Arch. Biol. T. XLI.*)
1908. ENRIQUES (P.). Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. II. Abh. : Wiederkonjugante und Hemisexe bei *Chilodon*. (*Arch. Prot. Bd. IX.*)
1927. FAURÉ-FREMIET (E.). Les amibocytes des Invertébrés à l'état quiescent et à l'état actif. (*Arch. Anat. Micr. T. XXIII.*)
1885. FRENZEL. Über einige in Seetieren lebenden Gregarinen. (*Arch. für mikr. Anat. XXIV.*)
1919. GOODRICH (E.-S.). The Pseudopodia of the Leucocytes of Invertebrates. (*Quart. Journ. Micr. sc. Vol. LXIV.*)
1930. HARTMANN (M.). Die Sexualität der Protisten und Thallophyten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitätstheorie. (*Zeitschr. f. ind. Abstam. u. Vererbungsl. Bd. LIV.*)
1926. HATT (P.). L'absorption d'encre de Chine par les branchies d'Acéphales. (*Arch. Zool. exp. T. LXV.*)
- 1927 *a.* — L'absorption d'encre de Chine par les branchies des Diotocardes. — Existence d'un canal cilié particulier. (*Bull. Soc. Zool. de France. T. LII.*)
- 1927 *b.* — Spores de *Porospora* (*Nematopsis*) chez les Gastéropodes. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVI.*)
- 1927 *c.* — Le début de l'évolution des *Porospora* chez les Mollusques. (*Arch. Zool. exp. T. LXVII; N. et R.*)
- 1927 *d.* — *Porospora Legeri* DE BEAUCHAMP (= *Porospora galloprovincialis* LEGER et DUBOSCQ) et les premiers stades de son évolution chez l'*Eriphia*. (*Arch. Zool. exp. T. LXVII; N. et R.*)
1928. — L'évolution de la Grégarine du Homard (*Porospora gigantea* E. VAN BENED.) chez les Mollusques. (*C. R. Soc. Biol. T. XCVIII.*)
1910. HUXLEY (J.-S.). On *Ganymedes Anaspidis* (n. g.; n. sp.) a Gregarine from the digestive tract of *Anaspides tasmaniae* (THOMPSON). (*Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. LV.*)
1891. JANSSENS. Les branchies des Acéphales. (*La Cellule. T. IX.*)
1928. JATZENKO (A.-T.). Die Bedeutung der Mantelhöhlenflüssigkeit in der Biologie der Süßwasserlamellibranchier. (*Biol. Zentralbl. Bd. XLVIII.*)
1893. JOURDAIN (S.). Sur les causes de la viridité des Huîtres. (*C. R. Ac. Sc. CXVI.*)
- 1925 *a.* JOYET-LAVERGNE (P.). Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires. (*Arch. Anat. Micr. T. XXII.*)

- 1925 *b.* — Sur les réactions d'un tissu au parasitisme : la lipoïdogénèse et la lipo-génèse. (*C. R. Ac. Sc. T. CLXXX.*)
- 1926 *a.* — Sur la coloration vitale au rouge neutre des éléments de Golgi des Grégarines. (*C. R. Soc. Biol. T. XCIV.*)
- 1926 *b.* — Les colorations vitales des Grégarines et les caractères de sexualisation du cytoplasme. (*C. R. Ac. sc. T. CLXXXII.*)
1924. KEDROWSKY (B.). Über die Blutzellen der *Anodonta*. (*Rev. Zool. Russe. T. IV.*)
1925. — Reaktive veränderungen in den Geweben der Teichmuschel (*Anodonta sp.*) bei Einführung von sterilem Celloidin. (*Virch. Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Mediz. Bd. CCLVII.*)
1911. KELLOGG (J.-L.). The Ciliary Mechanism in the Branchial Chamber of the Pelecypoda. (*Amer. Morph. Soc.*)
1915. — Ciliary Mechanisms of Lamellibranchs with Descriptions of Anatomy. (*Journ. of Morph. Vol. XXVI.*)
1925. KRIZENECKY. Untersuchungen über die Assimilationsfähigkeit der Wassertiere für in Wasser gelöste Nährstoffe. (*Biologia generalis Bd. I.*)
1899. LABBE. Sporozoa. (*Das Tierreich, Berlin.*)
1892. LÉGER (L.). Recherches sur les Grégarines. (*Tabl. Zool. T. III.*)
1897. — Contribution à la connaissance des Sporozoaires parasites des Echinodermes. Etude sur le *Lithocystis Schneideri*. (*Bull. Sc. France-Belgique. T. XXX.*)
1903. — Sporozoaire parasite des Moules et autres Lamellibranches comestibles. (*C. R. Ac. Sc. T. CXXXVII.*)
1905. — Un nouveau *Nematopsis* des Moules de la Méditerranée. (*Bull. mém. de l'Ass. franç. p. l'Avencem. d. Sc. IX.*)
1911. — *Caryospora simplex*, Coccidie monosporée et la classification des Coccidies. (*Arch. Prot. Bd. XXII.*)
1906. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). Sur l'évolution des Grégarines gymnosporées des Crustacés. (*C. R. Ac. Sc. T. CXLII.*)
1907. — L'évolution des *Frenzelina*, Grégarines intestinales des Crustacés décapodes. (*C. R. Ac. Sc. T. CXLV.*)
- 1909 *a.* — Protozoaires parasites de l'intestin du Homard. (*C. R. Ac. sc. T. CXLVIII.*)
- 1909 *b.* — Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. (*Arch. prot. Bd. XVII.*)
- 1911 *a.* — Deux Grégarines de Crustacés : *Porospora portunidarum* et *Cephaloidophora maculata*, n. sp. (*Arch. Zool. exp. N. et R. [5]. T. VI.*)
- 1911 *b.* — Deux nouvelles espèces de Grégarines appartenant au genre *Porospora*. (*Ann. Univ. Grenoble. T. XXIII.*)
- 1913 *a.* — Le cycle évolutif de *Porospora portunidarum* (FRENZEL). (*C. R. Ac. sc. T. XLVI.*)
- 1913 *b.* — Sur les premiers stades du développement des Grégarines du genre *Porospora* (= *Nematopsis*). (*C. R. Soc. Biol. T. LXXV.*)
- 1915 *a.* — Etude sur *Spirocystis nidula* LÉG. et DUB. Schizogrégarine du *Lumbriculus variegatus* MULL. (*Arch. f. Prot. Bd. XXXV.*)
- 1915 *b.* — *Porospora nephropis* n. sp. (*C. R. Soc. Biol. T. LXXVIII.*)
1925. — Les Porosporides et leur évolution. (*Trav. Stat. Zool. de Wimereux. T. IX.*)

1854. LIEBERKUHN (N.). Evolution des Grégarines. (*Mém. Ac. Roy. de Belgique*. T. XXVI.)
1902. LIST (Th.). Die Mytiliden des Golfes von Neapel. (*Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel*. Berlin.)
1913. MERCIER (L.). Bactéries des Invertébrés. Les cellules uriques du Cyclostome et leur Bactérie symbiote. (*Arch. Anat. Micr.* T. XV.)
1878. METCHNIKOFF (E.). Über die Verdauungsorgane einiger Süsswasserturbellarien. (*Zool. Anz.* Bd. I.)
1880. — Über die intracelluläre Verdauung bei Coelenteraten. (*Zool. Anz.* Bd. III.)
1925. MOELLENDORFF (W. von). Beiträge zur Kenntnisse der Stoffwanderungen bei wachsenden Organismen. IV. Die Einschaltung des Farbstofftransportes in die Resorption bei Tieren [verschiedenen Lebensalters. Histophysiologische Beiträge zum Resorptionsproblem. (*Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.* Bd. II.)
1921. MUHL (D.). Morphologie und Physiologie der Mehlwurmgregarinen. (*Arch. Prot.* Bd. XLIII.)
1920. NÖLLER (W.). Kleine Beobachtungen an parasitischen Protozoen. (*Arch. Prot.* Bd. XLI.)
1912. ORTON (J.-H.). The Mode of Feeding in *Crepidula*, with an Account of the Current-producing Mechanism in the Mantle Cavity, and some Remarks on the Mode of Feeding in Gastropods and Lamellibranchs. (*Journ. Mar. Biol. Ass.* Vol. IX.)
1914. — On Ciliary Mechanisms in Brachiopods and some Polychaetes, with a Comparison of the Ciliary Mechanisms on the Gills of Mollusca, Protochordata, Brachiopods and Cryptocephalous Polychaetes, and an Account of the Endostyle of *Crepidula* and its allies. (*Journ. Mar. Biol. Ass.* Vol. X.)
1877. PECK. Gills of Lamellibranch Mollusca. (*Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. XVII.)
1891. PELSENEER (P.). Contribution à l'étude des Lamellibranches. (*Arch. Biol.* T. XI.)
1892. — La phagocytose défensive chez les Huitres vertes. (*Bull. Soc. Malac. Belg.* T. XXVII.)
1928. — Les parasites des Mollusques et les Mollusques parasites. (*Bull. Soc. zool. de France.* T. LIII.)
1875. POSNER (C.). Bau der Najadenkieme. Beitrag zur vergleichenden Histologie und Morphologie der Lamellibranchier. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XI.)
1877. — Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XIV.)
1923. POTTS (F.-A.). The Structure and Function of the Liver of *Teredo*. (*Proc. Cambr. Phil. Soc. Biol. sc.* Vol. I.)
1910. PRENANT (A.). Les cellules géantes. (*Rev. Gén. des Sc.* T. XXI.)
- 1912-1919. — Les appareils ciliés et leurs dérivés. (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et path.*)
1915. — Etude des cellules à membranelles dans les branchies et les tentacules de quelques groupes d'Invertébrés. (*Arch. Anat. Micr.* T. XVI.)

1926. RANSON (G.). La filtration de l'eau par les Lamellibranches et ses conséquences. (*Bull. Inst. Océanogr.* N° 409.)
1927. — L'absorption de matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques. (*Ann. Inst. Océanogr.* T. IV.)
1890. RAWITZ (B.). Der Mantelrand der Acephalen. (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.* Bd. XXIV.)
1918. REICHENOW. Digestion intracellular en un Acaro. (*Bol. R. Soc. Esp. Hist. natural.* T. XVIII.)
1921. — Die Hamococcidien der Eidechsen. Vorbemerkungen und erster Teil : Die Entwicklungsgeschichte von *Karyolysus*. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XLII.)
1903. RIDGEWOOD. On the Structure of the Gills of the Lamellibranchia. (*Phil. Trans. Roy. Soc. B*) Vol. CXCIV B.)
1877. SABATIER (A.). Anatomie de la moule commune. (*Ann. Sc. Nat.* [6]. T. V.)
1907. SAUVAGEAU. Sur le verdissement expérimental des Huitres. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXII.)
1875. SCHNEIDER (A.). Contribution à l'histoire naturelle des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. (*Arch. Zool. exp.* T. IV.)
1887. — Grégarines nouvelles ou peu connues. V. Observations sur la spore de la Grégarine du Homard. (*Tabl. Zool.* T. II.)
1892. — Signalement d'un nouveau Sporozoaire. (*Tabl. Zool.* T. II.)
1915. SCHUBERG (A.) et RODRIGUEZ (C.). *Telohannia corethrae* n. sp. eine neue Mikrosporidienart aus Corethralarven. (*Arb. a. d. Kais. Gesundh. amt.* Bd. L.)
- 1901 a. STENTA. Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraume der Lamellibranchiaten. (*Arb. Zool. Inst. Wien.* Bd. XIV.)
- 1901 b. — Über eine bei Lamellibranchiaten beobachtete untere Rückstromung, sowie über die Wimperrinne des Mantels von Pinna. (*Zool. Anz.* Bd. XXIV.)
1887. TNIELE. Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XLIV.)
1923. TURCHINI (J.). Contribution à l'étude de l'histologie comparée de la cellule rénale. (*Arch. Morph. gén. et exp.* T. XVIII.)
1925. VONK. Verdauungsphagocytose bei den Austern. (*Zeitschr. vergl. Physiol.* Bd I.)
1905. WALLENGREN. Zur Biologie der Muscheln. I. Die Wasserströmungen. II. Die Nahrungsaufnahme. (*Acta Universit. Lund.*)
1906. WOODCOCK (H.-M.). The Life-cycle of « *Cystobia* » *irregularis* MINCH. together with Observations on other « *Neogamous* » Gregarines. (*Quarterl. Journ. Micr. sc.* Vol. L.)
1923. YONGE (C.-M.). The Mechanism of Feeding, Digestion, and Assimilation in the Lamellibranch Mya. (*Brit. Journ. Exp. Biol.* Vol. I.)
- 1926 a. — Structure and Physiology of the Organs of Feeding and Digestion in *Ostrea edulis*. (*Journ. Mar. Biol. Ass.* Vol. XIV.)
- 1926 b. — The Digestive Diverticula in the Lamellibranchs. (*Trans. Roy. Soc. Edinb.* Vol. LIV.)
1928. — The Absorption of Glucose by *Ostrea edulis*. (*Journ. Mar. Biol. Ass.* Vol. XV.)
1926. ZAWARZIN (A.). Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. IV. (*Zeitschr. Mikr. Anat. Forschung* Bd. VI.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE III : INFESTATION DU MOLLUSQUE ET ÉVOLUTION DE *POROSPORA GIGANTEA*.

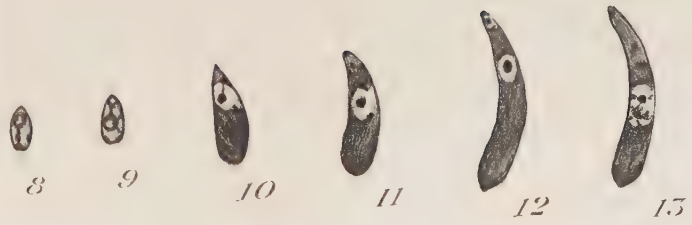
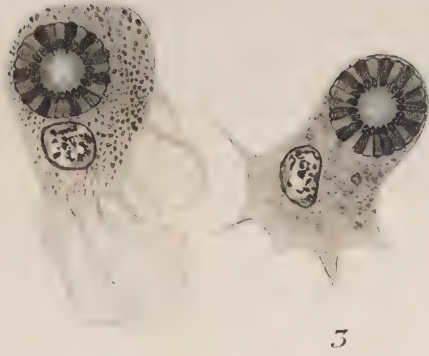
- FIG. 1. Pénétration d'une gymnospore de *Nematopsis Legeri* dans une lamelle branchiale de Troque, région latérale, stade de 14 heures, coupe $\times 1800$.
 FIG. 2. Pénétration d'une gymnospore de *Nematopsis* dans une lamelle branchiale de Troque; stade de 3 jours spore ayant franchi l'épithélium, coupe $\times 1800$.
 FIG. 3. Phagocytes de la lacune branchiale de *Mytilus* contenant des gymnospores; 6^e jour, coupe $\times 1800$.
 FIG. 4. Gymnospore mûre de *Porospora gigantea*, en coupe équatoriale, $\times 2700$.
 FIG. 5. Gymnospore de *Porospora gigantea*, évoluant dans le Troque, stade de 4 jours, $\times 2700$.
 FIG. 6. De même, stade de 7 jours; $\times 2700$.
 FIG. 7. Sporozoïtes de *Porospora gigantea* dans le Troque, après 17 jours, ayant conservé la disposition radiée, coupe $\times 2700$.
 FIG. 8-9. Jeunes sporozoïtes de *Porospora gigantea* dans le Troque, après 12 jours, $\times 2700$.
 FIG. 10-13. Sporozoïtes de *Porospora gigantea* en voie d'accroissement dans le Troque; stade de 17 jours, coupe, $\times 2700$.
 FIG. 14. Sporozoïtes de *Porospora gigantea* âgés de 3 semaines, dans un phagocyte de Troque; $\times 2700$.
 FIG. 15. Groupe de sporozoïtes mûrs de *Porospora gigantea*, enroulés dans un phagocyte de Troque; stade de 7 semaines, sur le vivant $\times 2700$.
 FIG. 16. Sporozoïte mûr de *Porospora gigantea*, libre, sur le vivant, $\times 2700$.
 FIG. 17. Jeune céphalin « en dôme » de *Porospora gigantea*, dans l'intestin du Homard, 48 heures après l'infestation, $\times 1500$.
 FIG. 18. Céphalins plus âgés de *Porospora gigantea*, 4 jours après l'infestation expérimentale, $\times 1500$.

PLANCHE IV : ÉVOLUTION DE *NEMATOPSIS LEGERI*.

- FIG. 19. Gymnospore de *Nematopsis Legeri*, en coupe équatoriale, $\times 2700$.
 FIG. 20. Gymnospore de *Nematopsis Legeri* évoluant dans la Moule, stade de 6 jours, $\times 2700$.
 FIG. 21. Sporozoïtes de *Nematopsis Legeri* dans la Moule, après 21 jours ayant conservé la disposition radiée, $\times 2700$.
 FIG. 22. Sporozoïtes plus avancés de *Nematopsis*, même branchie.
 FIG. 23. Phagocyte de Moule à sporozoïtes de *Nematopsis* de 21 jours; coupe $\times 2700$.
 FIG. 24. Sporozoïtes de *Nematopsis* âgés de 35 jours, dans un phagocyte de Moule.
 FIG. 25. Kyste à spores, presque mûres de *Nematopsis Legeri* dans la Moule; coupe $\times 1500$.
 FIG. 26. Spore mûre de *Nematopsis Legeri* sur le vivant, $\times 2700$.
 FIG. 27. Kyste de *Nematopsis Legeri*, in toto, $\times 1500$.
 FIG. 28. Écllosion du sporozoïte de *Nematopsis Legeri* dans le suc digestif de l'*Eriphia*; sur le vivant $\times 1500$.
 FIG. 29. Céphalin de *Nematopsis Legeri* dans l'intestin de l'*Eriphia*, 4 à 5 jours après l'infestation expérimentale; coupe $\times 1500$.
 FIG. 30. Sporadin de *Nematopsis Legeri*, de même.
 FIG. 31. Syzygie de *Nematopsis Legeri* de même.
 FIG. 32. Grand céphalin non accouplé de *Nematopsis Legeri*, même âge.

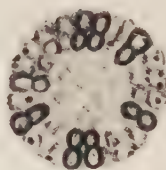


Auct. del.

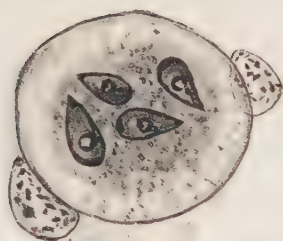




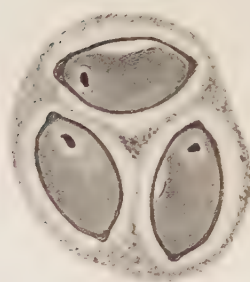
19



20



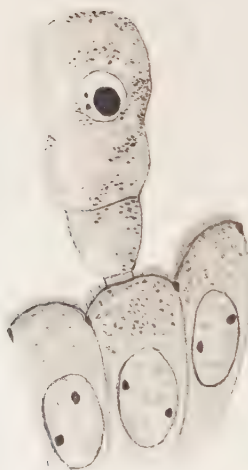
24



25



28



29

Auct. del.



22



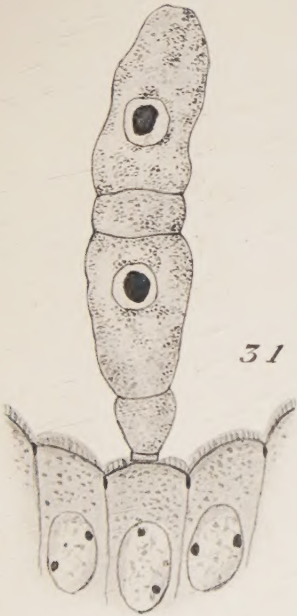
25



26



27



31



32

